

MODÉLISATION DE L'ARCHITECTURE
DE 3 CLONES D'HÉVÉA

E. COSTES

Ph. de REFFYE

Laboratoire de Modélisation du GERDAT

CONVENTION IRCA/GERDAT

Décembre 1990

Rapport n° 13/90

SOMMAIRE

Présentation générale de la méthode	1
Le matériel végétal	3
Généralités	3
L'arbre de plantation	4
Le matériel utilisé	5
Architecture	6
1 - Généralités	6
Description de l'unité de croissance (UC) de l'hévéa	7
2 - Description de l'unité architecturale	8
3 - Les réitérations	9
4 - Modalités d'expression du modèle architectural chez les clones étudiés	11
Modélisation	14
Méthode	14
1 - Généralités	14
2 - Prise de données sur le terrain	15
Résultats	17
1 - Les axes d'ordre 1	17
1.1 Probabilité d'allongement en unités de croissance	17
1.2 Mortalité des méristèmes terminaux	19
1.3 Nombre de noeuds des unités de croissance	21
1.4 La ramification	23
Le nombre d'u.c. ramifiées	
Nombre de rameaux axillaires par u.c.	

2 - Les axes d'ordre 2	27
2.1 Probabilité d'élongation - Rapport de rythme	27
2.2 Mortalité des méristèmes terminaux	30
2.3 Nombre de noeuds des u.c.	31
2.4 La ramification	31
Délai de développement des axes d'ordre 3	
Nombre d'u.c. ramifiées	
Nombre de ramification par u.c.	
3 - Les axes d'ordre 3 et 4	33
4 - Les complexes réitérés	34
Le nombre d'e.n.	36
La ramification	36
Conclusion	38
Bibliographie	41
Annexe 1 :	
Annexe 2 :	

*** PRESENTATION GENERALE DE LA METHODE.**

La présente étude est entreprise dans le cadre d'une convention de recherche signée entre l'IRCA d'une part, et le laboratoire de modélisation du CIRAD d'autre part.

Elle a pour but la modélisation stochastique de la croissance et du développement de l'hévéa, selon la méthode développée par P. de Reffye.

Cette méthode, mise au point à partir de l'étude de clones de caféiers (De Reffye 1976, 1979, 1981), a été appliquée à d'autres espèces végétales, dont le cotonnier, le bambou (Dabadie et al. 1988), le litchi (Costes 1988).

L'intérêt de la modélisation est de permettre de comprendre tous les facteurs premiers dont dépend le rendement d'une plantation. Si l'arbre produit des fruits, sa production est directement liée au taux de transformation des fleurs en fruits, mais aussi au nombre de fleurs produites à un instant donné, et donc à son architecture.

En agronomie comme en physique, la recherche de l'optimum d'une fonction nécessite la connaissance de sa forme.

Le caractère aléatoire manifeste de la croissance, de la mortalité et de la ramification des axes végétatifs d'une plante, et le rôle joué par le temps ont orienté la modélisation vers l'utilisation des processus stochastiques tels qu'on les trouve dans les théories des files d'attente ou de la fiabilité.

Connaître le fonctionnement d'un bourgeon situé à un endroit précis dans l'architecture d'une plante d'un âge déterminé, c'est donner les probabilités

de sa mort, ou de la naissance d'une nouvelle feuille lorsque la plante s'accroît.

On conçoit facilement que si l'on connaît ces probabilités on peut reconstituer les différentes étapes de la croissance. A partir des observations de terrain, on peut effectivement calculer les valeurs des probabilités d'état des bourgeons.

Si l'on considère un champ de clones, chaque individu est génétiquement identique à son voisin. Les différences entre arbres sont imputables à l'interaction plante-environnement. Chaque arbre est une réalisation aléatoire de la même loi de probabilité. La distribution du mélange de ces arbres permet donc de la retrouver par des méthodes mathématiques classiques.

L'estimation de ces lois dans les divers essais agronomiques permet l'optimisation des densités de plantation, des essais d'engrais et de taille. Elles montrent la variabilité génétique et associent à l'individu des lois signalétiques, qui le décrivent entièrement.

La connaissance des lois de probabilité permet de simuler par la méthode classique de "Montecarlo", la croissance d'une plante dans un contexte donné.

De plus, comme on calcule les réalisations d'éléments discrets, on peut les placer au fur et à mesure dans l'espace si on tient compte des données architecturales de la plante et donc la dessiner.

Les éléments nécessaires en plus sont alors des données géométriques (angles de branchement, et phyllotaxiques, longueurs d'entre-noeud), mécaniques (élasticité du bois) et botaniques (modèle architectural, formes 3D des feuilles, fleurs...).

Le logiciel AMAP permet de construire à partir d'un fichier descriptif du fonctionnement et de la géométrie de la plante, des espèces aussi variées qu'un caféier, un palmier, un bambou, un bégonia, ...

* LE MATERIEL VEGETAL

Généralités

L'hévéa, *Hevea brasiliensis* (EUPHORBIACEAE - Crotonoïdées), est originaire de la forêt amazonienne. Son aire de répartition naturelle s'étend, à partir du bassin amazonien, vers le sud jusqu'à la Bolivie et le Mato-grosso au Brésil, et vers l'ouest jusqu'à Iquitos, au Pérou (Compagnon 1986).

Ce grand arbre vit espacé, en forêt, où il atteint jusqu'à 50 mètres de haut. Son écorce est gris-vert. Ses feuilles longuement pédonculées comprennent trois folioles entièrement glabres et à bords entiers. Les pétioles présentent des glandes à leur sommet.

Arbre monoïque, l'hévéa présente la particularité de perdre ses feuilles avant l'apparition de la floraison. Durant un cycle annuel, il perd ses feuilles au moment de la saison sèche, la refoliation s'effectue un mois après (Compagnon 1986).

Les inflorescences sont des grappes de fleurs petites, jaune clair. Les fruits sont de grandes capsules à trois loges, chacune libérant une graine ovale, dont la réticulation est caractéristique.

Parmi le genre *Hevea* qui comprend au moins 9 espèces, toutes productrices de latex, *Hevea brasiliensis* s'est révélé être le meilleur producteur. Le caoutchouc, connu et utilisé par les civilisations précolombiennes fut redécouvert par La Condamine en 1736.

La fonction laticigène de l'Hévéa est assurée par ses tissus laticifères présents dans l'ensemble du végétal, mais exploités seulement dans l'écorce. A ce niveau les cellules laticifères sont situées dans le liber. Ces cellules, outre la présence d'organites spécifiques appelés les lutoïdes, ont la particularité d'avoir des parois perforées. Elles constituent donc un réseau continu, qui se forme à partir des manchons concentriques émis au rythme de fonctionnement du cambium.

Les particules de caoutchouc, qui représentent 25 à 45% du volume total de la cellule, sont situées dans le protoplasme. Le latex est donc considéré comme un véritable cytoplasme cellulaire (Compagnon 1986).

L'arbre en plantation

Aujourd'hui, 99% du matériel végétal utilisé en plantation provient d'une vingtaine de plants, issus d'une prospection effectuée par Wickham en 1877 : les graines, mises à germer au jardin de Kew, furent ensuite envoyées en Malaisie, où l'essentiel de la sélection fut effectué.

Les conditions climatiques favorables à une bonne production sont une pluviométrie de 1800 à 2500mm et une température moyenne annuelle de 25°C. Néanmoins l'Hévéa supporte 4 à 5 mois où la pluviométrie est inférieure à 100mm dont 2 à 3 mois de moins de 50mm, si la rétention en eau du sol est bonne (Compagnon 1986).

L'Hévéa en plantation étant sensible aux vents, les zones où des vents violents, dépassant 150 km/h, se produisent sur de larges fronts, et s'ajoutent de pluies torrentielles sont à exclure.

Les dégâts produits par le vent peuvent être le chablis (mais celui-ci est généralement causé par une maladie racinaire, ou par la nature du sol défavorable à l'installation d'un pivot) ou le volis (Hoffman 1981).

Les arbres en plantation sont soit issus de graines, soit greffés. Les semis proviennent de graines récoltées sur des arbres clonés mais sans contrôle

de la pollinisation. Sur les plants greffés, seule la partie aérienne est clonée, la partie racinaire étant issue de semis.

Les arbres sont exploités à partir de 5 à 7 ans. La production moyenne d'un plant greffé est de 5 kilos de caoutchouc sec par an (Hoffman 1981).

Le matériel utilisé

En accord avec MM. Nicolas (Directeur du service amélioration de l'IRCA) et Clément-Demange (reponsable du programme d'amélioration IRCA en Côte d'Ivoire), les clones PB235, RRIM 600 et GT1 ont été retenus pour cette étude. En effet, ces trois clones présentent des formes visuellement distinctes, selon les critères utilisés par l'IRCA pour sélectionner les jeunes hévéas.

Tous les arbres sont greffés sur des semis de un an, issus de graines dont seul le parent femelle, GT1, est connu.

Nous avons travaillé dans les champs de clones à petite et à grande échelle du service d'amélioration, où les arbres sont déjà plantés selon un dispositif statistique, en blocs. Les distances de plantation sont de 7x2,8 mètres.

ARCHITECTURE

1 - GENERALITES

Le système aérien de l'hévéa, étudié en plantation, se développe à partir du bourgeon greffé. Le premier axe qui apparaît, appelé axe d'ordre 1, présente une croissance rythmique, de direction orthotrope et une phyllotaxie spiralée.

HALLE et MARTIN (1968) ont montré que chez l'hévéa la rythmicité de la croissance est d'origine endogène. La croissance présente en effet alternativement des phases de repos et d'élongation, qui ne sont pas directement liées aux conditions extérieures. On appelle unité de croissance (u.c.), l'ensemble des organes s'allongeant durant une même phase d'élongation.

Dès la première année de croissance, des ramifications (appelées axes d'ordre 2 lorsqu'elles sont portées par l'axe d'ordre 1, ainsi de suite...) apparaissent, de façon rythmique.

A deux ans les jeunes hévéas ont mis en place trois ordres de ramifications, parfois quatre.

La foraison peut apparaître à trois quatre ans, après la transplantation en plein champ. Elle est latérale.

L'Hévéa est donc conforme au modèle de Rauh, d'après Hallé et Oldemann (1970).

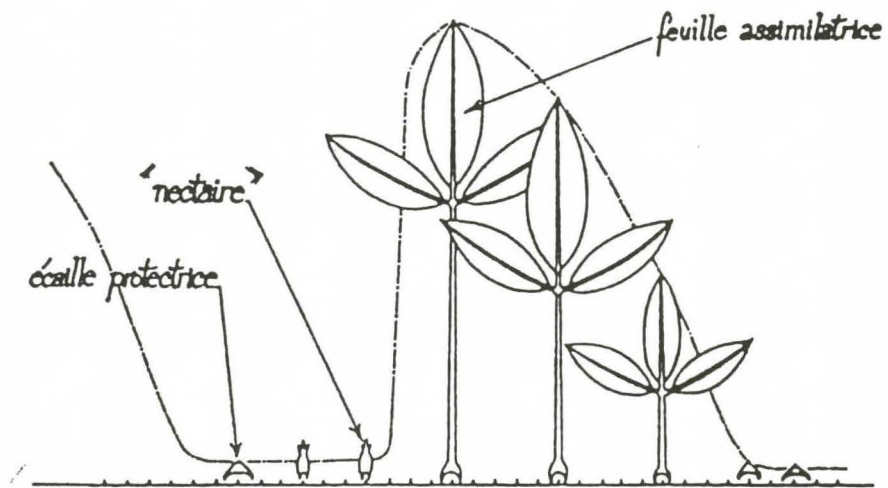


Fig. 1 Variations morphologiques et de taille des feuilles à l'intérieur d'une u.c.

(d'après Hallé et Martin 1968)

Description de l'unité de croissance (UC) de l'hévéa.

La rythmicité de la croissance et de la ramification vont de pair avec celle des formes foliaires. Ainsi, à l'intérieur d'une u.c., la taille des feuilles, la longueur des entre-noeuds (e.n.) varient, suivant une séquence précise (voir fig. n°1):

- pendant la période de repos séparant deux croissances, le bourgeon terminal est dormant et clos, entouré d'écailles protectrices (qui sont des feuilles dont le développement du limbe a été bloqué à un stade précoce de l'ontogenèse). La limite entre deux u.c. est donc marquée par la présence d'entre-noeuds courts, les noeuds correspondants portent les écailles.

- Les noeuds de la base de l'u.c. portent des feuilles réduites, appelées "nectaires extra-floraux" par Parkin (1964) et Frey-Wyssling (1933), cités par Hallé et Martin (1968). La longueur des e.n. correspondants augmente progressivement jusqu'à celui de la première feuille assimilatrice dont le limbe est aussi le plus étendu de l'u.c.. Les noeuds suivants portent des feuilles assimilatrices dont la surface décroît, la longueur des e.n. suivant la même évolution.

Les rameaux axillaires sont situés dans la zone médiane des u.c. et sont donc généralement situés aux aisselles de feuilles assimilatrices (Combe et Du Plessix 1974). Les noeuds, dont le nombre varie d'une u.c. à l'autre, se répartissent le long de deux hélices foliaires, réalisant une phyllotaxie spiralée d'indice $3/8$.

Sur le matériel végétal étudié par Hallé et Martin, la durée totale d'un cycle d'élongation est de 42 jours, en moyenne. Ainsi, au moins pendant les premières années, les feuilles sont présentes sur 3 ou 4 u.c. terminales.

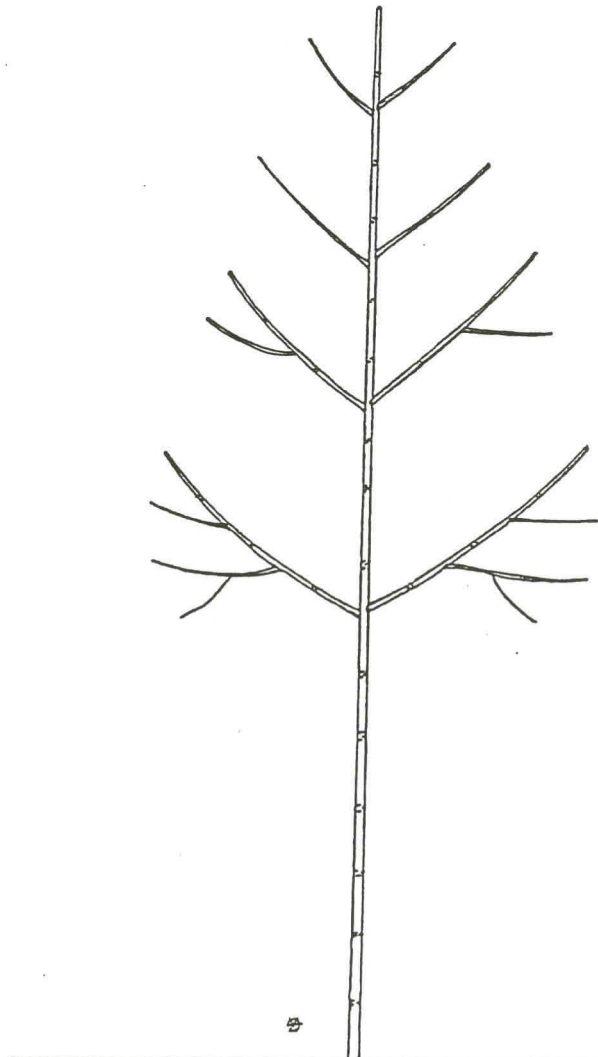
Le bourgeon axillaire végétatif des feuilles assimilatrices contient 4 à 6 ébauches foliaires.

La floraison apparaît juste après la défoliation. Les inflorescences en racèmes sont situées aux aisselles des "nectaires-extrafloraux", ainsi qu'aux aisselles des plus grandes feuilles assimilatrices.

Tableau n°1 : Unité architecturale de l'hévéa.

Ordre	1	2	3	4
CROISSANCE	Rythmique Orthotrope Déterminée à long terme (au plus 30 uc)	Rythmique Orthotrope Déterminée à moyen terme (au plus 20 uc)	Rythmique Orthotrope Déterminée à court terme (au plus 8 uc)	Rythmique Orthotrope Déterminée à court terme (au plus 5 uc)
PHYLOTAXIE	Spiralée (3/8)	Spiralée (3/8)	Spiralée (3/8)	Spiralée (3/8)
RAMIFICATION	Rythmique en milieu d'uc retardée / uc porteuse	Rythmique en milieu d'uc Hypotone Retardée	Rythmique en milieu d'uc Hypotone Retardée	Rythmique en milieu d'uc Hypotone Retardée
FLORAISON	-	Florifère (à partir de 20 uc sur l'A1)	Florifère ?	Florifère (dès leur apparition)
DUREE DE VIE	ne s'élague pas	s'élague après 5 à 7 ans	s'élague après 2 à 3 ans	s'élague après 1 à 2 ans

Fig. n°2



2 - DESCRIPTION DE L'UNITE ARCHITECTURALE

Alors que le modèle architectural correspond à une stratégie globale de croissance, qui peut être commune à plusieurs espèces, l'unité architecturale décrit l'expression du modèle pour une espèce donnée (Edelin 1977; Barthélémy et al. 1989).

Normalement décrit à partir d'arbres de semis, nous tenterons de définir l'unité architecturale à partir des arbres greffés que nous avons observé, en tenant compte de leurs différences :

L'axe d'ordre 1 développé à partir du bourgeon de greffe, peut porter des rameaux dès les premières u.c., contrairement aux semis, sur lesquels la ramification n'apparaît qu'à la 9ème u.c., selon Hallé et Martin (1968).

Ces premiers rameaux, ou axes d'ordre 2, sont supprimés, pour constituer le panneau de saignée. Ils laissent néanmoins des cicatrices visibles plusieurs années plus tard. Sur les arbres adultes, les premiers rameaux laissés intacts se trouvent généralement à la 7ème u.c.

Parmi les axes d'ordre 2 qui apparaissent dans une u.c. donnée du tronc, il existe une hétérogénéité. Celle-ci est engendrée par des fins de fonctionnement précoces des méristèmes de certains axes 2, suivies d'élagages, parfois même avant que les ramifications d'ordre supérieur soient apparues.

Alors que par la modélisation stochastique, cette variabilité de comportement est prise en compte, soit par une même loi de fonctionnement, soit par la mise en évidence de populations de rameaux de comportement différents, la définition de l'unité architecturale, ne s'intéresse, pour un ordre de ramification donné, qu'aux axes "idéaux" (voir tableau n° 1). Les axes pris en compte dans l'unité architecturale sont donc ceux qui développent le maximum de potentialité, à un niveau donné dans l'arbre, et sans qu'aucune répétition se soit encore exprimée.

Chez l'ensemble des clones étudiés, la mise en place des axes d'ordre 3 (A3), qui se situe entre la 2ème et la 3ème année, fait apparaître une orthotropie complexe, c'est à dire que les bourgeons situés sur la face

Fig. n° 3 .Axe d'ordre 2 vu de dessus

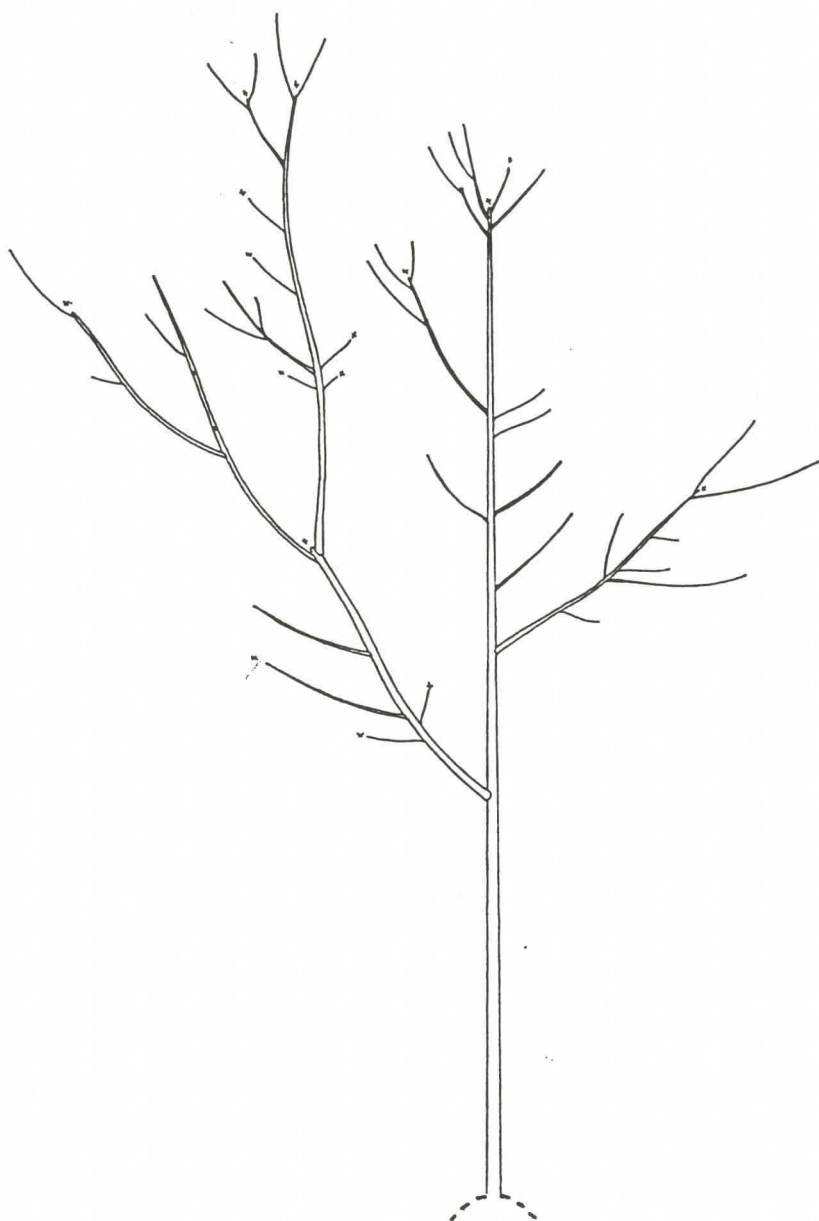
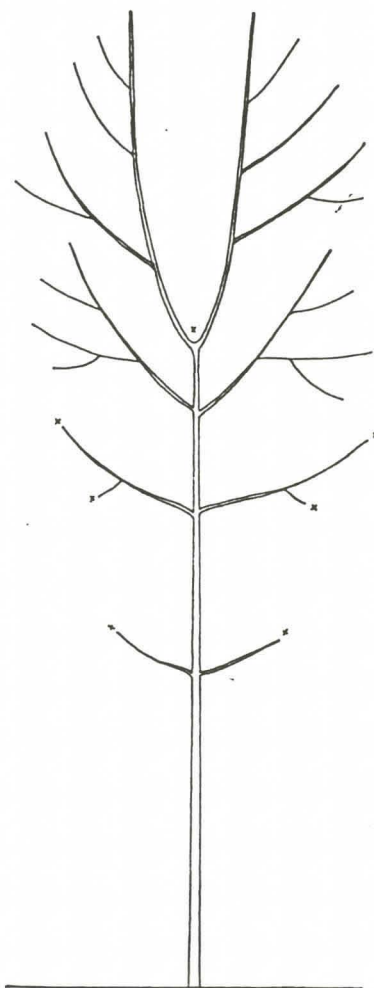


Fig n° 4 Mise en place de complexes réitérés après la mort du méristème terminal de l'A1



inférieure des A2 ont tendance à donner naissance à des rameaux plus développés que ceux de la face supérieure, et qui s'étalent sur la périphérie de l'arbre (phénomène appelé hypotonie).

Sur les axes d'ordre 2 et supérieurs, les pétioles des feuilles ont des longueurs croissantes, de la base vers l'extrémité de l'u.c., et présentent une torsion secondaire. Ceci permet la répartition des feuilles de chaque u.c dans un plan quasiment horizontal. Cette torsion est particulièrement accentuée dans les parties basales très affaissées des rameaux.

Durant les 3 et 4èmes années, les axes d'ordre 4 apparaissent. Ils constituent l'ordre ultime de ramification chez l'hévéa (voir fig. n°2 et tableau n°1).

3 - LES REITERATIONS

Du fait de l'orthotropie complexe, certains rameaux en position d'A3, ont une croissance plus rapide que leur rameau porteur, qui se trouve supplanté. Ils constituent progressivement la continuation de l'axe d'ordre 2, et portent deux ordres de ramification. Ces axes correspondent donc à des répétitions (ou réitérations) partielles (Edelin 1984). Elles reproduisent une partie de l'A2 qui les porte.

Les axes d'ordre 2, approximativement au moment de l'apparition des A4, voient leurs méristèmes terminaux avorter et des réitérations partielles, cette fois à développement retardé, se mettent en place à partir des bourgeons axillaires de la dernière u.c. (voir fig. n°3).

Par ailleurs, plus ou moins précocement selon les clones, de la 2ème à la 5ème année, le méristème terminal des axes d'ordre 1 avorte. Plusieurs axes relais se développent alors, là encore à partir des bourgeons axillaires de la dernière u.c. mise en place.

Fig. 5: L'arbre adulte

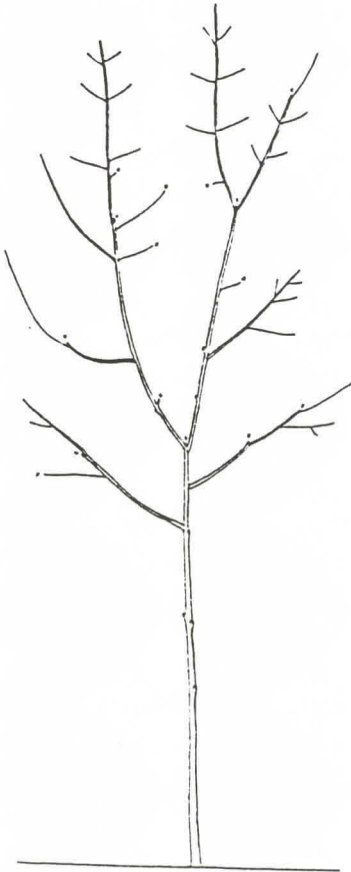


Fig. 5a

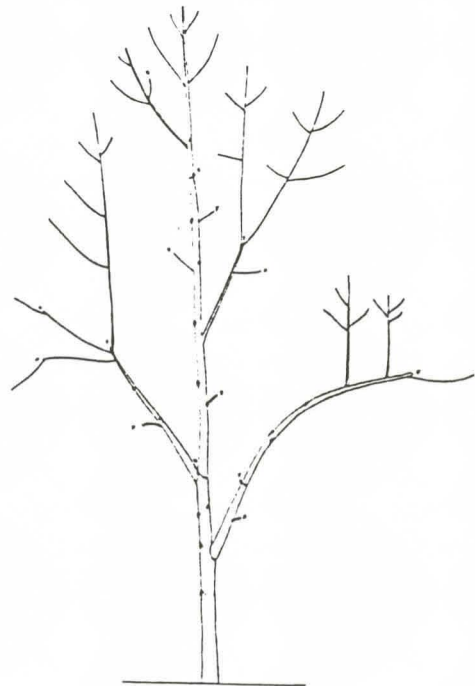


Fig. 5b

Mise en place des complexes réitérés successifs.
Elagage des A2

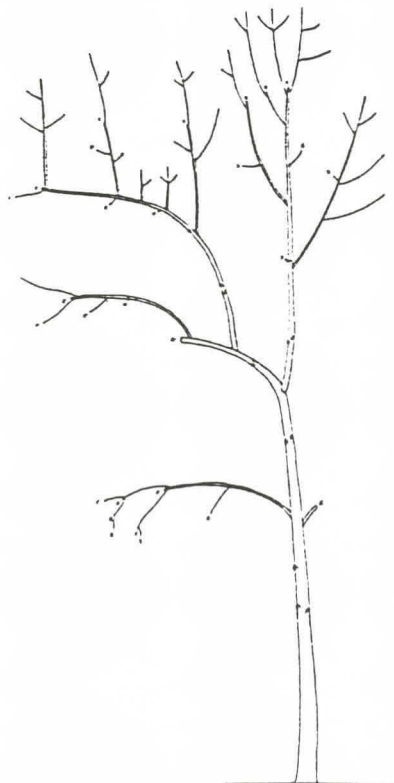


Fig. 5c

Vieillissement: arcure du tronc et apparition
de complexes réitérés réduits

Ces axes porteront à leur tour des ramifications séquentielles, jusqu'à l'ordre 4, l'ensemble constituant un complexe réitéré.

Peu après la fin du fonctionnement du méristème terminal de l'A1 et, du fait du développement de complexes réitérés, plus haut, la structure mise en place pendant ces premières années dispose de moins en moins de lumière et les branches basses commencent à s'élaguer (voir fig. n°4).

Cet élagage se produit aux environs de 5-6 ans. Combiné au développement des complexes réitérés, il provoque une **profonde modification de la physionomie de l'arbre**, de son port.

Néanmoins, certains axes en position d'ordre 2 ne s'élaguent pas, soit qu'ils soient, depuis leur mise en place particulièrement vigoureux, avec un angle d'insertion fermé, et concurrents du tronc, soit qu'ils se soient redressés progressivement après la mortalité du méristème terminal de l'A1. Dans ce dernier cas, on dit que ces axes se métamorphosent.

Le devenir de tels axes est celui d'un axe d'ordre 1 réitéré, c'est à dire qu'ils portent 3 ordres supérieurs de ramification, l'ensemble formant un complexe réitéré sylleptique.

Le processus de mort atteint par la suite les méristèmes terminaux des A1 des complexes réitérés et va se répéter plusieurs fois. Il s'accompagne de la diminution progressive du nombre d'u.c. mises en place avant la mortalité, et proportionnellement, une diminution du nombre d'u.c. des ordres 2 et suivants du complexe réitéré. D'ailleurs, au cours des réitérations successives, l'ordre 4 s'exprime de plus en plus rarement.

Entre 8 et 20 ans, la physionomie des hêvéas dépend essentiellement, du nombre de complexes réitérés sylleptiques le long du tronc (branches maîtresses qui se maintiennent), du nombre de complexes réitérés après mortalité des méristèmes terminaux, ainsi que du nombre d'ordres de ramification exprimé par ces complexes (faisant apparaître la couronne plus ou moins volumineuse par rapport au tronc).

Vers 20 ans environ, ou parfois plus tôt sous l'effet du vent, le haut de la cime ploie sous son propre poids. De nouveaux complexes réitérés se

Fig. n° 7 PB235

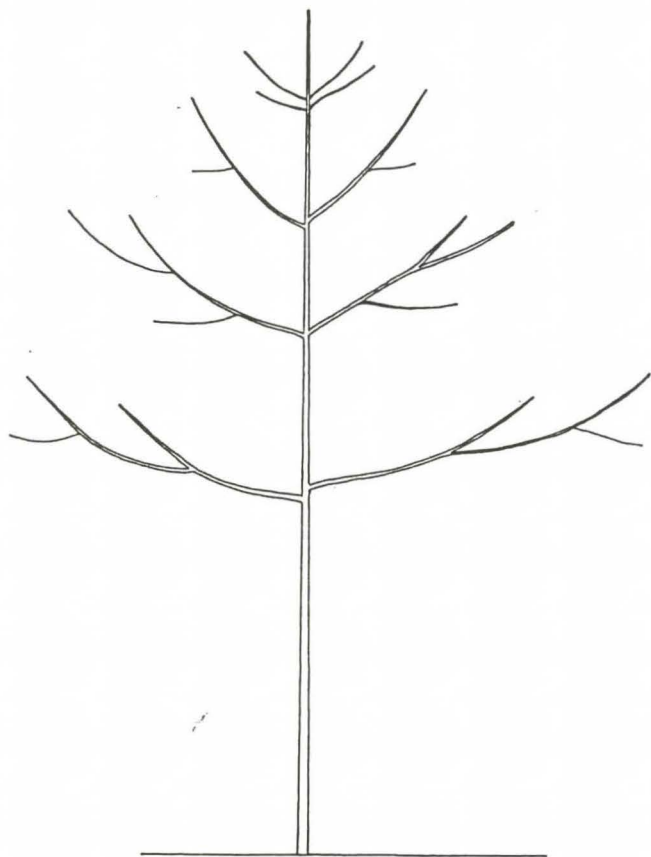


Fig. n°6 GT1

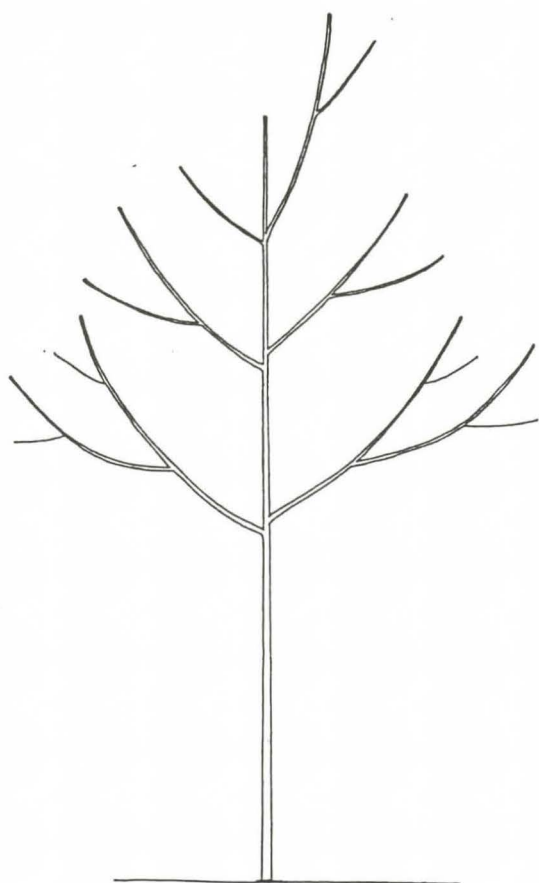
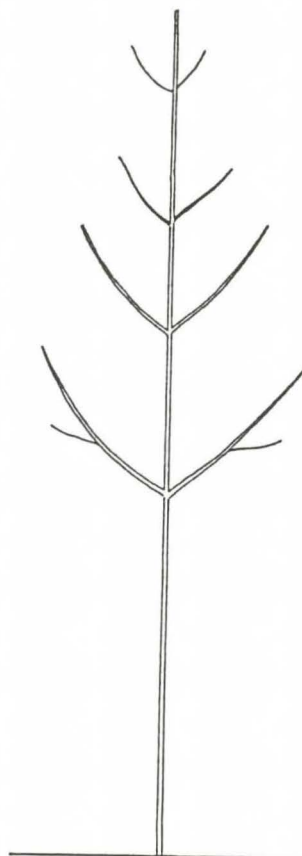


Fig. n°8 RRIM600

développent alors dans la zone d'arcure. Les extrémités des branches pliées s'élaguent progressivement (voir fig. n°5).

Sur des arbres de 32 ans, qui sont les plus vieux que nous ayons observé en Côte d'Ivoire, plusieurs niveaux d'empilement ont été mis en place et les structures réitérées sont de plus en plus réduites.

4 - MODALITES D'EXPRESSION DU MODELE ARCHITECTURAL CHEZ LES CLONES ETUDIES.

Dès la deuxième année de développement, durant laquelle les A2 et A3 apparaissent sur les trois clones étudiés, des différences entre clones se manifestent.

Ainsi, le clone GT1 se caractérise par des A2 dont le nombre d'u.c. n'augmente pas aussi rapidement que celui du tronc, d'où un port étroit, en fuseau dans le jeune âge (voir figure n°6).

Par voie de conséquence, l'orthotropie complexe, particulièrement visible chez PB235 et RRIM600, est moins accentuée chez GT1.

Au contraire, le clone PB235 se caractérise par des A2 qui croissent rapidement, tout en restant parfaitement hiérarchisés à l'A1 et qui ont tendance à s'affaïsser dans leur partie basale. Il en résulte un port assez conique (voir figure n°7).

Chez PB235, le nombre d'A2 qui se développent par u.c. est important, et presque toutes les u.c. sont ramifiées.

On remarque également sur ce clone, vers 3 ans, que les A2 dont le développement a été important, finissent par se gêner, entre arbres de lignes voisines, et ceci en fonction de la densité de plantation.

Enfin, chez RRIM600 (voir fig. n°8), les A2 ont tendance à se présenter par séries, certains arbres étant très peu ramifiés, alors que d'autres le sont autant que PB235.

L'ordre maximal de ramification exprimé varie également en fonction des clones :

Ainsi, GT1 ne met généralement en place que trois ordres de ramification, rarement 4 (ceci est à mettre en relation avec l'amortissement marqué des accroissements des axes d'ordre 2), alors que PB235 et RRIM600 ont quatre ordres de ramification.

Par ailleurs, chez les clones GT1 et RRIM600, dès la deuxième année de développement de l'A1, et avant même l'avortement du méristème terminal, quelques A2 présentent un développement très orthotrope, concurrentiel de l'A1. Ce sont des réitérations sylleptiques, déjà visibles à ce stade.

Chez RRIM600, la position de ces complexes réitérés correspond à des fourches, déjà décrites par Hofman (1981). Il arrive même assez fréquemment, qu'un tel complexe réitéré sylleptique supprime complètement la structure primaire, ceci aussi bien en nombre d'u.c., qu'en diamètre ou en longueur. L'A1 continue parfois à se développer, mais sous la forme d'un rameau grêle. Dans les cas les plus extrêmes, l'arbre peut être fortement déséquilibré. En règle générale, il semble que l'insertion du complexe réitéré sur son axe porteur soit une zone fragile, pouvant se déchirer facilement.

Chez PB235, de tels complexes réitérés ne sont pas discernables avant l'avortement du méristème terminal de l'A1. Cependant lorsque celui-ci survient, il arrive fréquemment qu'un ou deux A2, particulièrement vigoureux, mais jusque là parfaitement hiérarchisés à l'A1, se redressent progressivement. Ce phénomène est néanmoins peu fréquent, d'où un tronc assez dénudé dans l'âge adulte.

Par ailleurs, sur ce clone très ramifié durant ses premières années, l'élagage qui se produit après la mort du méristème terminal de l'A1 provoque un changement d'autant plus profond et visible du port que les axes d'ordre 2 avaient un développement relativement important.

Or, précisément, ce clone a été sélectionné, outre pour sa production, pour le port qu'il développe dans son jeune âge et qui semblait équilibré. Mais vers 5 ans les arbres passent à une physionomie, qui, par contre, semble moins appréciée (selon M. Clement-Demange).

Ceci est dû au fait que les complexes réitérés situés au dessus du point de mortalité de l'axe 1, expriment également quatre ordres de ramification, et une ramification importante. Les arbres PB235 paraissent alors avoir un port lourd, la couronne étant volumineuse par rapport au tronc.

Il apparaît donc préférable de tenir compte, dans la sélection des formes sur Hévéa, de l'ensemble du développement architectural.

Le temps d'observation étant une contrainte importante, la prise en compte de la mise en place des premiers complexes réitérés est sans doute l'observation minimale nécessaire à un bon diagnostic, qui ne peut être donné avant que les arbres aient 4 à 5 ans.

MODELISATION

* METHODE

1- GENERALITES.

Dans cette étude où aucun suivi de croissance n'a été effectué, on suppose que le modèle dynamique mis au point par le laboratoire de modélisation du CIRAD s'applique, à l'instar des autres plantes étudiées, et qu'il est donc légitime de l'aborder par des relevés statiques.

Sur les arbres que nous avons observés, d'âge réparti de 1 à 12 ans, et au regard de l'analyse de l'architecture aérienne qualitative, la modélisation stochastique a pour but de mettre en évidence :

- Les probabilités d'allongement des différents axes, leur rapport de rythme.
- Le nombre de noeuds réalisés par unité de croissance, aux différents stades de développement de l'arbre, et le long des axes.
- Les probabilités de ramification des u.c.
- Les probabilités de fin de fonctionnement des méristèmes terminaux des différents axes, et des complexes réitérés successifs.
- Les probabilités d'apparition des complexes réitérés sylleptiques, leur position.

Pour l'ensemble de ces paramètres, la méthode se compose de plusieurs parties :

- Une phase de prise de données, sans à priori, sur des arbres d'âges croissants.

- A partir de ces données, les histogrammes de fréquences observées sont ajustés par la méthode du maximum de vraisemblance, à des lois de probabilités classiques, si possible simples et reposant sur une hypothèse raisonnable de fonctionnement du végétal.

Les paramètres des lois étant déterminés, une simulation permet d'engendrer des arbres "probables", c'est à dire issus par tirage au hasard des différentes lois de croissance, de mortalité et de ramification caractéristiques du clone.

2- PRISE DE DONNEES SUR LE TERRAIN.

Les relevés ont été effectués à la station de Bimbresso, en Côte d'Ivoire, avec l'aide de M. MOBIO, technicien du service d'amélioration.

40 arbres de un an et 20 arbres de deux ans, ont été entièrement décrits, c'est à dire que les entre-noeuds ont été comptés, les ramifications situées sur leur rameau porteur, les mortalités signalées.

Ces arbres ont pu être relevés sans destruction, grâce à l'utilisation de cordes et d'échelles. Néanmoins dès trois ans les hévéas sont trop grands, et de diamètre trop important pour être accessibles. Les arbres de 4 ans et plus ont donc dû être abattus. Nous sommes partis du postulat de similitude de développement des individus de même clone, sur des parcelles différentes. Les parties basses des arbres sont donc supposées connues à partir de l'étude des jeunes arbres, et seules les parties hautes ont été décrites sur les arbres de plus de quatre ans.

Nous avons ainsi échantillonné, pour chaque clone, deux arbres de 4, 6, 9 et 12 ans, soit 24 arbres au total. Par la suite, des comptages en nombre d'unité de croissance ont été faits sur chaque parcelle, de façon à étudier certains événements précis, demandant un échantillonnage important (comme par exemple, les mortalités, les rapports de rythme).

Les relevés comportant les nombres d'entre-noeuds et la position des rameaux axillaires sont, sur le terrain, transcrits sous forme de schémas. Les relevés ne comportant que les nombres d'u.c. ont fait l'objet de notes seulement.

Pour l'ensemble de ces données de terrain, des fichiers informatisés sont élaborés, dont chaque événement biologique pourra être extrait.

Tableau n°2 : Evolution du nombre moyen d'u.c. des axes d'ordre 1

Clone	Age	Nb arbres	Nb moyen d' UC	Variance	Ajustements binomiaux			
					N	p	Chi2	ddl
PB235	1 an	28	8.18	1.04	10	0.82	1.21	1
	2 ans	30	13.10	0.89	15	0.87	1.81	1
	3 ans	26	19.04	0.88	22	0.87	1.46	0
	4 ans 3mois	11	26.09	0.89	-	-	-	-
GT1	1 an	30	9.30	2.01	11	0.82	1.18	1
	2 ans	41	14.20	2.35	18	0.79	3.80	2
	3 ans	31	19.39	1.40	22	0.88	3.00	2
	3 ans 3mois	30	20.60	1.84	23	0.90	0.18	1
	4 ans	7	26.43	0.62	-	-	-	-
	4 ans 3mois	8	28.13	1.80	-	-	-	-
RRIM600	1 an	-	-	-	-	-	-	-
	2 ans	35	13.11	1.82	16	0.82	1.27	1
	3 ans	30	17.83	2.00	21	0.85	0.81	1
	3 ans 3mois	20	19.00	0.90	21	0.90	0.72	0
	4 ans	9	23.30	1.25	-	-	-	-

* RESULTATS

1- LES AXES D'ORDRE 1

1.1- Probabilité d'allongement en unités de croissance.

Sur des arbres de 1 à 4 ans, dont le méristème terminal est encore fonctionnel, nous avons compté le nombre d'u.c. effectuées par les A1 (voir tableau n°2).

Alors que le nombre moyen d'u.c. augmente régulièrement, en fonction de leur âge, la variance reste faible et stable, ceci pour les trois clones étudiés.

Remarquons que la différence apparente de ces résultats avec ceux indiqués par Hofman (1981) provient du fait que cet auteur a dû mélanger des arbres dont le méristème terminal est encore fonctionnel, avec d'autres dont le méristème a cessé de fonctionner, d'où une variance observée très supérieure.

La stabilité de la variance que nous observons peut provenir de plusieurs phénomènes. La première hypothèse est que la probabilité de réalisation des u.c. successives est égale à, ou proche de 1.

Mais elle paraît, au premier abord, contradictoire avec le fait que l'ajustement des distributions du nombre d'u.c., à chaque âge, par des lois

binomiales de paramètre (N, p) , par acceptation après test du khi2, détermine des valeurs de p différentes de 1.

N représente le nombre de tests d'accroissements subits par le méristème terminal (cf. travaux antérieurs, De Reffye 1979), et p la probabilité de réussite de ces tests.

La valeur numérique de p retenue est la moyenne des valeurs, d'ailleurs très proches les unes des autres, obtenues par les différents ajustements, à savoir 0.85 pour PB235, 0.86 pour GT1, et 0.835 pour RRIM600.

Néanmoins, si la probabilité de réalisation des u.c. successives était de 0.85, à chaque test de dimension, la variance égale à $Nb(1-b)$ devrait augmenter avec le nombre de tests. Nous en venons donc à supposer que la variance observée provient d'un fonctionnement aléatoire, binomial, lors de l'établissement des premières u.c. après greffage. Ces premières u.c. étant réalisées, la probabilité devient égale ou proche de 1 pour les u.c. suivantes, soit graduellement sur quelques u.c., soit brusquement, après la réalisation d'une u.c. seuil.

Cette évolution de la probabilité aurait pour effet de fixer la distribution binomiale engendrée lors de l'établissement des premières u.c., dans les distributions obtenues à des âges supérieurs.

Un autre phénomène doit également être pris en compte dans l'interprétation de ces résultats : les hêvéas ayant une période annuelle de défoliation, celle-ci peut synchroniser les flushes. Les arbres sont dans ce cas fortement corrélés entre eux par l'influence d'un facteur extérieur, climatique, ce qui a pour conséquence de diminuer la variance.

Ces deux hypothèses (évolution vers une valeur proche de 1 de la probabilité après l'établissement des premières u.c. et corrélation forte entre arbres par le climat) ne s'excluent pas mutuellement.

Pour pouvoir les valider entièrement, ou les invalider, il sera nécessaire d'effectuer un suivi de croissance et de préciser les modalités de reprise au greffage, puis de sélection des axes. Par ailleurs, mettre en évidence une évolution de p de 0.85 à 1 environ, valeurs relativement proches l'une de l'autre, ne sera pas aisé et demandera des échantillonnages beaucoup plus importants que ceux que nous avons effectué.

Tableau n°3 : Pourcentage de m rist mes terminaux d'axes d'ordre 1 ayant cess  de fonctionner.

	1 an	2 ans	3 ans	4 ans	5 ans
PB235	24%	8%	61%	83%	84%
GT1	23%	18%	37%	77%	100%
RRIM600	-	36%	34%	70%	75%

Tableau n°4 : Proportion de m rist mes terminaux d'axes d'ordre 1 ayant cess  de fonctionner, en fonction du nombre d'u.c.

Nb d'UC	PB235	GT1	RRIM600
5	0.05	0.00	0.05
6	.	.	.
7	0.11	0.11	0.10
8	0.16	0.21	0.15
9	.	0.32	.
10	0.21	0.37	0.20
11	.	.	0.25
12	0.26	0.42	0.35
13	0.42	0.47	0.40
14	.	0.53	0.50
15	0.47	.	0.60
16	.	0.63	.
17	0.53	.	0.65
18	0.58	.	.
19	.	.	.
20	0.68	0.68	.
21	.	0.74	.
22	0.74	0.84	0.75
23	0.79	.	
24	.	.	
25	.	.	
26	.	.	
27	0.84	0.90	
28		0.95	
29		1.00	

Bien que l'interprétation ci-dessus s'applique aux trois clones, le clone GT1 a, à chaque âge, un nombre d'u.c. réalisées supérieur aux deux autres clones, celui de RRIM600 étant nettement le plus faible. Une analyse de variance effectuée à l'âge 3 ans et 3 mois ne met pourtant pas en évidence une différence significative entre les clones.

Dans la suite de ce travail nous effectuerons les calculs avec les valeurs p obtenues par ajustement des histogrammes du nombre d'entre-noeuds par u.c., soit 0.85 pour PB235, 0.86 pour GT1, et 0.835 pour RRIM600.

1.2- Mortalité des méristèmes terminaux.

Chez les trois clones étudiés la fin de fonctionnement des méristèmes terminaux apparaît entre la 1ère et la 5ème année. Le pourcentage d'arbres dont le méristème terminal a cessé de fonctionner est étudié dans les différentes parcelles, en fonction de l'âge des arbres (voir tableau n°3).

Remarquons les taux de mortalité élevés pour PB235 et GT1, lors de la première année de croissance. Ceci est dû au fait que le bourgeon terminal de l'axe 1 avorte parfois précocement, ou est cassé accidentellement, durant cette première année de croissance. Un axe se développe alors à partir d'un bourgeon axillaire, et reconstitue l'axe d'ordre 1. Nous avons, dans les analyses concernant les arbres jeunes, écarté les arbres présentant de tels phénomènes.

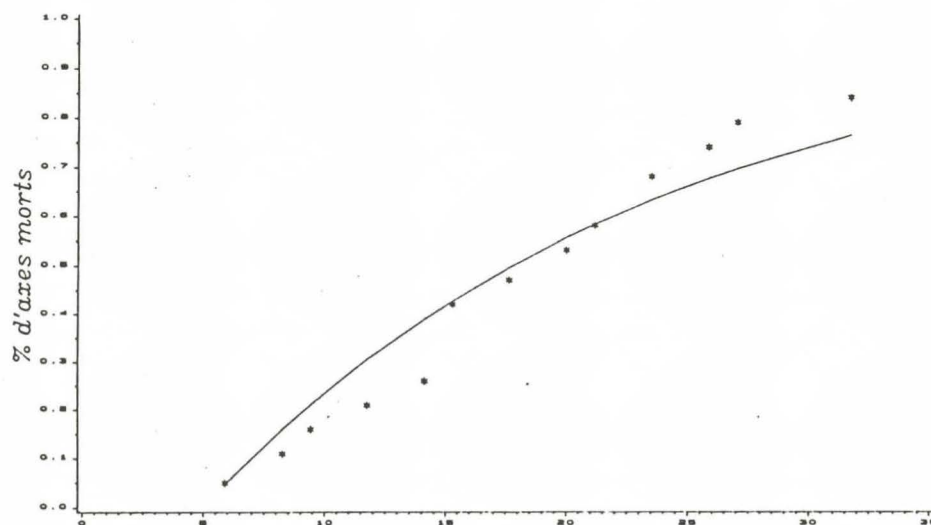
Les courbes de mortalité des axes d'ordre 1 ont par ailleurs été établies à partir d'observations d'arbres de 6 ans, sur lesquels les marques de tels accidents ne sont plus visibles.

A 6 ans, 75 à 100% des méristèmes terminaux ont cessé de fonctionner. Sur un échantillon de 20 arbres, nous pouvons donc mettre en relation le nombre d'u.c. et le pourcentage cumulé de méristèmes ayant cessé de fonctionner (voir

MORTALITE DES AXES 1

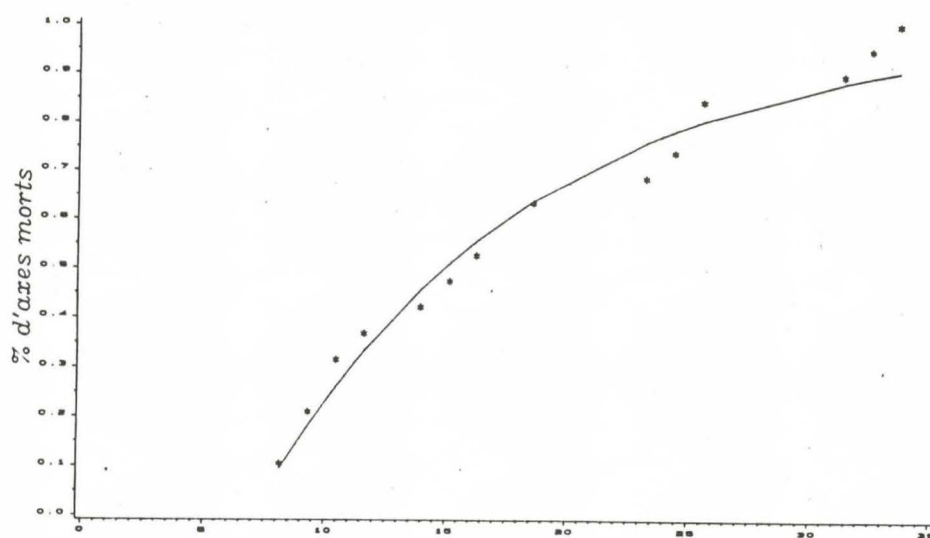
Courbe 1

PB235



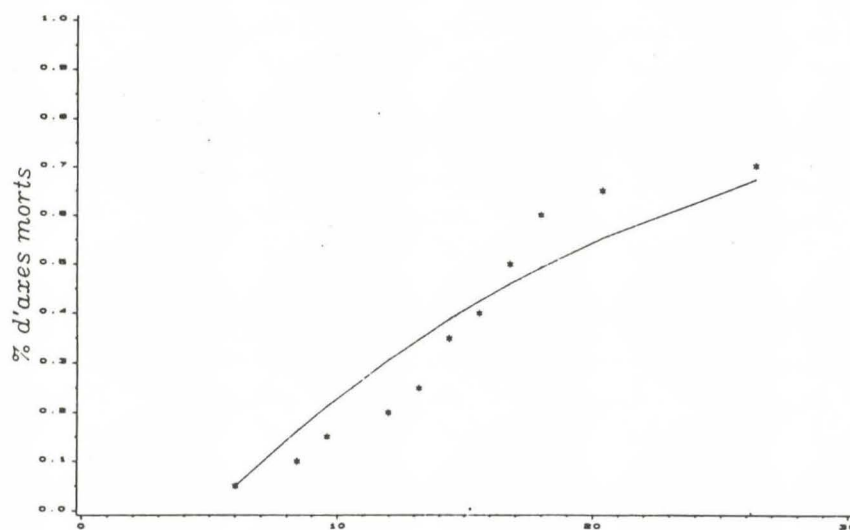
Courbe 2

GT1



Courbe 3

RRIM600



Dimension avant mort de l'apex

* = observe
- = ajuste

tableau n°4). Le nombre d'u.c. réalisées étant transformé en nombre de tests subis par le méristème, il est possible de déduire la probabilité de mort du méristème au cours des tests successifs.

Pour les trois clones, la courbe peut s'ajuster par une fonction exponentielle croissante (voir courbes n°1 à 3).

Cette hypothèse simple, déjà utilisée dans le cas du litchi (COSTES 1988), suppose que la viabilité du méristème est constante :

Soit $P(i)$, la mortalité d'un méristème à la dimension i , ou pourcentage de méristèmes parvenus à la dimension i et qui meurent au passage à la dimension $i+1$.

$C(i)$ est la viabilité des méristèmes, ou probabilité de passage de la dimension $i-1$ à i .

$$P(0) = 1 - C(1)$$

$$P(1) = C(1) (1 - C(2)) \quad \text{etc..}$$

$$\text{et } P(N) = C(1) C(2) \dots C(N)$$

Si $P(i)$ et $C(i)$ sont constants, la fonction de répartition $F(i) = P(0) + P(1) + \dots + P(i)$ devient :

$$F(i) = 1 - C^{i+1} \quad \text{et} \quad F(N) = 1 - C^N$$

Sur ces arbres de 6 ans, tout se passe comme si les méristèmes ne pouvaient mourir lors des premiers tests d'accroissements. Ainsi, pour les clones PB235 et RRIM600 les mortalités apparaissent après le 5ème test d'accroissement, pour le clone GT1, au 7ème. Les valeurs des viabilités sont proches pour les trois clones (voir tableau n°5).

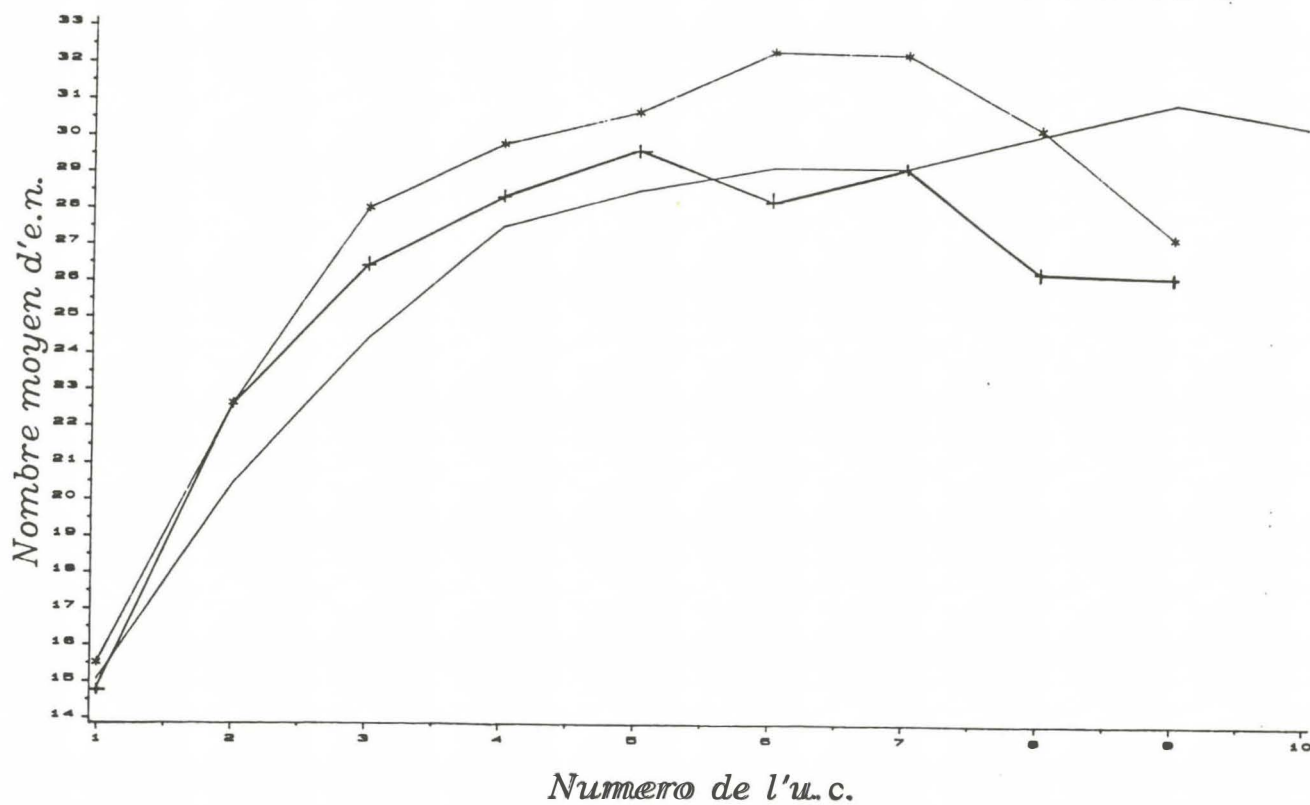
Remarquons que la courbe obtenue pour le clone RRIM600 peut également être ajustée par une sigmoïde. La fonction utilisée par P. De Reffye sur caféier donne, dans ce cas, un bon ajustement. Il en résulte une évolution des valeurs

Tableau n°5 : Viabilité des méristèmes terminaux.

	Fonction	C	Erreur std.	r ²
PB235	1 - C(N-5)	0.951	0.004	0.88
GT1	1 - C(N-7)	0.938	0.008	0.89
RRIM600	1 - C(N-5)	0.953	0.005	0.81

Courbe 4

Nombre moyen d'e.n. par u.c. - Axes 1
comparaison des trois clones



* = PB 235 - = GT1 + = RRIM600

de C en fonction de N, de 1 à 0.905 en 20 unités de dimension. Cette évolution étant particulièrement faible, nous avons préféré l'ajustement par une loi exponentielle, qui, en supposant la viabilité constante, repose sur une hypothèse biologique plus simple.

1.3- Nombre de noeuds des unités de croissance.

Le comptage du nombre de noeuds des u.c. des A1, a été effectué sur des arbres de 1 et 2 ans. Ce nombre augmente régulièrement de la 1ère jusqu'à la 6ème u.c., ceci chez les trois clones étudiés. Il existe donc un gradient de l'aptitude à la morphogenèse concernant les premières u.c. de l'axe 1. Nous appellerons ce phénomène, "effet de base" (voir courbe n°4).

Il est intéressant de mettre en parallèle ce résultat de celui de Hofman (1981) sur les longueurs (en cm) des u.c., montrant un maximum aux alentours de la 6ème u.c.. Il semble en effet que le gradient de vigueur se manifeste au travers de ces deux variables.

Le maximum d'activité, aussi bien organogénétique que d'élongation est atteint vers la 5ème ou 6ème u.c.. Le nombre de noeuds décroît légèrement dans les u.c. suivantes chez PB235 et RRIM600, alors qu'il continue à croître, mais faiblement chez GT1.

Le clone PB235 se distingue par un nombre moyen d'entre noeuds par u.c. légèrement supérieur.

Malgré un échantillon important, de 55 arbres par clone, la dispersion du nombre de noeuds par u.c. ne nous a pas permis d'obtenir des histogrammes dont les classes soient suffisamment fournies.

Pour les trois clones nous constatons que les variances observées sont du même ordre de grandeur que les moyennes, tantôt supérieures, tantôt inférieures.

Tableau n°6 : Nombre d'entre-noeuds par u.c. des axes d'ordre 1

PB 235	UC1	UC2	UC3	UC4	UC5	UC6	UC7	UC8	UC9
Effec.	54	53	52	51	49	47	46	42	32
Moy.obs	15.52	22.62	28.02	29.77	30.65	32.30	32.24	30.21	27.22
Var.obs	22.37	14.28	22.02	12.74	26.02	22.08	11.05	10.55	15.73
Ajustement binomial									
n	-	55	100	50	100	100	50	44	64
b	-	0.41	0.28	0.60	0.31	0.32	0.64	0.69	0.43
		+/- .018	+/- .018	+/- .019	+/- .013	+/- .013	+/- .019	+/- .021	+/- .021
khi 2		3.28	6.74	4.85	1.43	1.97	2.51	1.02	1.24
ddl		3	3	3	3	3	3	2	1
p%		0.35	0.08	0.18	0.70	0.58	0.47	0.60	0.26
Ajustement poissonien									
1	15.52	22.74	-	-	30.59	32.30	-	-	27.22
khi 2	7.03	5.67			7.78	4.97			1.62
ddl	4	5			4	4			2
p%	0.13	0.34			0.99	0.29			0.44

GT1	UC1	UC2	UC3	UC4	UC5	UC6	UC7	UC8	UC9
Effec.	54	55	55	51	48	50	48	43	41
Moy.obs	15.07	20.42	24.42	27.49	28.96	29.14	29.15	30.07	30.93
Var.obs	18.25	17.91	16.73	21.19	23.46	42.00	30.42	24.43	39.70
Ajustement binomial									
n	100	100	69	100	100	-	100	100	100
b	0.15	0.204	0.35	0.27	0.29	-	0.29	0.30	0.31
	+/- .01	+/- .01	+/- .015	+/- .01	+/- .01	-	+/- .012	+/- .014	+/- .014
khi 2	4.99	2.56	9.23	7.07	2.30		2.87	3.79	3.64
ddl	3	4	4	3	3		3	3	2
p%	0.17	0.63	0.55	0.69	0.51		0.41	0.28	0.16
Ajustement poissonien									
1	15.07	20.42	24.42	-	18.96	29.14	29.15	30.07	30.93
khi 2	3.48	1.71	2.78		3.91	4.34	5.40	2.68	7.41
ddl	3	5	4		4	4	4	4	3
p%	0.48	0.88	0.60		0.42	0.36	0.25	0.61	0.86

RRIM 600	UC1	UC2	UC3	UC4	UC5	UC6	UC7	UC8	UC9
Effec.	32	40	41	40	40	40	39	33	30
Moy.obs	14.78	22.58	26.44	28.33	29.60	28.20	29.15	26.24	26.13
Var.obs	12.82	28.25	16.95	31.05	38.96	36.56	18.28	07.28	13.92
Ajustement binomial									
n	86	-	70	-	-	-	88	37	55
b	0.17	-	0.38	-	-	-	0.33	0.71	0.48
	+/- .01		+/- .018				+/- .016	+/- .003	+/- .02
khi 2	1.06		9.56				2.57	1.28	3.04
ddl	1		2				2	1	1
p%	0.30		0.62				0.27	0.72	0.58
Ajustement poissonien									
1	14.78	22.58	26.44	28.33	29.60	28.70	29.15	26.24	26.13
khi 2	6.91	1.23	1.19	3.97	6.60	4.61	6.01	1.77	1.22
ddl	2	3	3	3	3	4	3	2	2
p%	0.71	0.75	0.75	0.26	0.88	0.33	0.11	0.41	0.54

Les distributions observées peuvent donc être ajustées au sens du khi 2, tantôt par des lois binomiales de paramètres n et b , tantôt par des lois de poisson de paramètre λ (noté l), tantôt par les deux (voir tableau n°6 et annexe n°1 pour les courbes correspondant aux ajustements).

Pour les axes d'ordre 1 du clone GT1, le paramètre n obtenu par ajustement étant très grand, les ajustements par des lois de Poisson sont plus adéquats. En effet une loi binomiale dont n est grand et b petit tend vers une loi de Poisson.

De même pour le clone RRIM600, l'ajustement du nombre d'entre-noeuds des u.c. par des lois de Poisson est généralement meilleur.

Par contre, pour le clone PB235, on ne peut choisir entre les deux types de lois, l'une et l'autre convenant selon les u.c..

Or, notre hypothèse est que l'apparition de distributions binomiales peut provenir de la dégradation des conditions de réalisation de processus de Poisson (De Reffye et al. 1990).

En effet, la loi de Poisson est réalisée lorsque les conditions suivantes sont respectées :

- les événements successifs sont indépendants
- le taux d'arrivée des événements est constant (le processus est stationnaire)

Il s'ensuit une distribution exponentielle du temps entre deux arrivées successives.

Deux possibilités peuvent être envisagées pour rendre compte d'une dégradation de ces conditions vers la réalisation d'une loi binomiale :

- soit le temps entre deux arrivées n'est plus exponentiel, il existerait alors un temps minimum avant l'allongement d'une ébauche foliaire. Dans certains cas ce temps minimum peut être le plastochrone, dans d'autres cas il serait un temps de maturation de l'ébauche depuis son élaboration jusqu'au moment où elle peut s'étirer;

- soit le méristème se "fatigue" au cours de son fonctionnement; le paramètre λ , qui représente l'intensité du processus, diminue au fur et à mesure des réalisations.

Dans les deux cas, ces hypothèses supposent que le méristème épuise les ébauches disponibles à l'élongation avant la fin de réalisation de l'u.c..

Nous considérons donc que les ajustements binomiaux obtenus pour certaines u.c. du clone PB235 sont liés à un fonctionnement du méristème, qui se poursuit au delà de l'épuisement des ébauches disponibles. Ce résultat est à rapprocher du fait que la courbe du nombre moyen d'entre-noeuds par u.c. de PB235 est supérieure (de l'u.c.1 à l'u.c.7) aux courbes des deux autres clones (voir courbe n°4). Ceci met en évidence que PB235 est un clone vigoureux, la vigueur étant, dans ce cas, ramenée à une activité méristématique importante.

1.4- La ramification.

Comme nous l'avons indiqué précédemment, les rameaux axillaires chez l'hévéa sont situés en milieu d'u.c.. Leur développement est normalement différé de une u.c., c'est à dire que les bourgeons axillaires entrent en fonctionnement avec la reprise de croissance du bourgeon terminal.

Deux relevés, à un an d'intervalle l'un de l'autre, nous ont montré, qu'il n'y a pas de développement retardé de plus de une u.c., sur les axes d'ordre 1, avant le premier point de mortalité, et ceci pour les trois clones. Par contre il arrive parfois que les bourgeons axillaires entrent en fonctionnement avant le bourgeon terminal de leur axe porteur.

Tableau n°7 : Nombre d'UC ramifiées :

n° uc	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	Moy. de 8 à 15
PB EFF %	73 0	73 .10	73 0.34	72 0.40	71 0.48	68 0.62	64 0.70	55 0.87	41 0.85	39 0.92	39 0.87	34 0.85	27 0.89	22 0.86	22 0.73	279 0.86
GT EFF %	77 .04	77 .09	77 0.25	77 0.39	74 0.43	71 0.62	66 0.47	64 0.48	59 0.51	44 0.55	35 0.66	26 0.82	25 0.76	15 0.52	15 0.63	243 0.62
RRI EFF %	72 0	72 .01	72 0.08	72 0.33	72 0.58	72 0.49	71 0.59	65 0.65	62 0.66	60 0.80	57 0.75	52 0.71	54 0.77	42 0.69	38 0.61	430 0.71

Courbe 5

Pourcentage d'u.c. ramifiées – Axes 1
Comparaison des trois clones

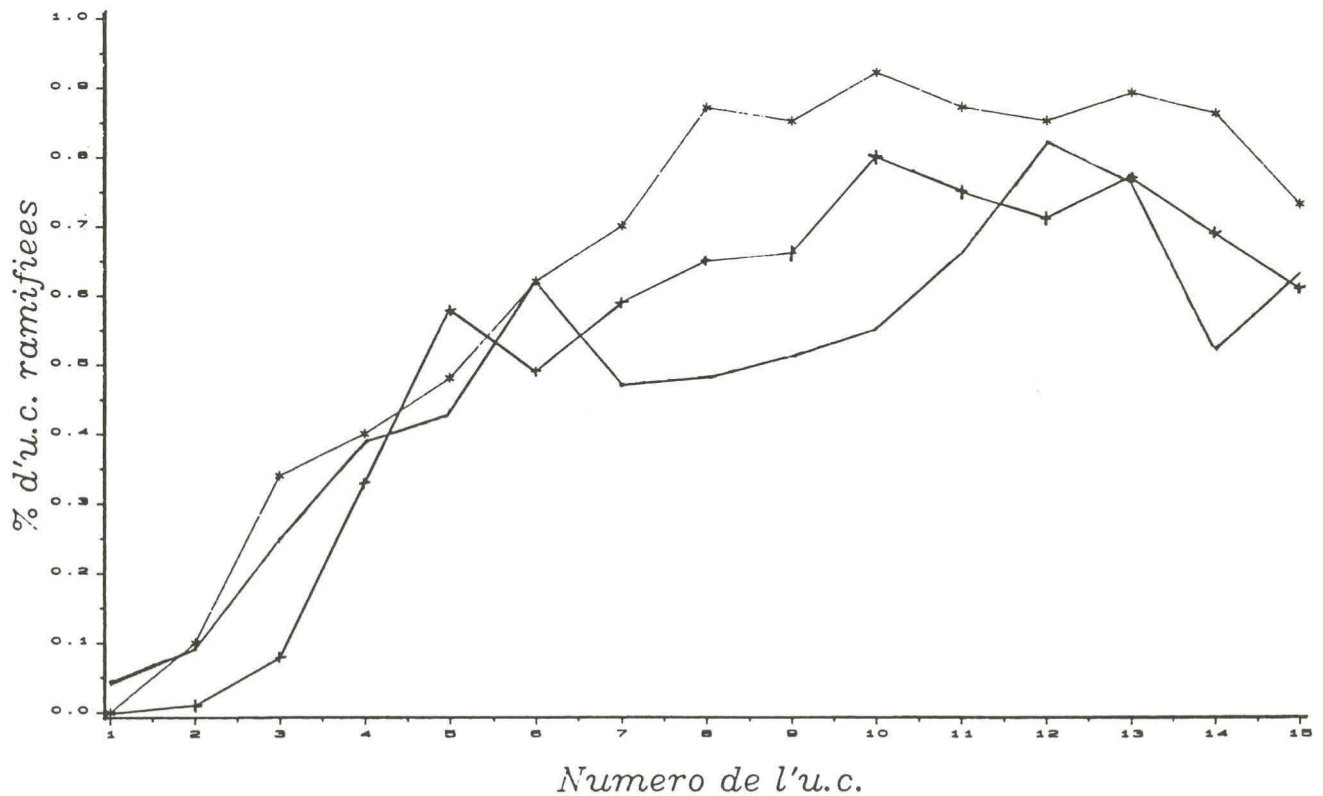
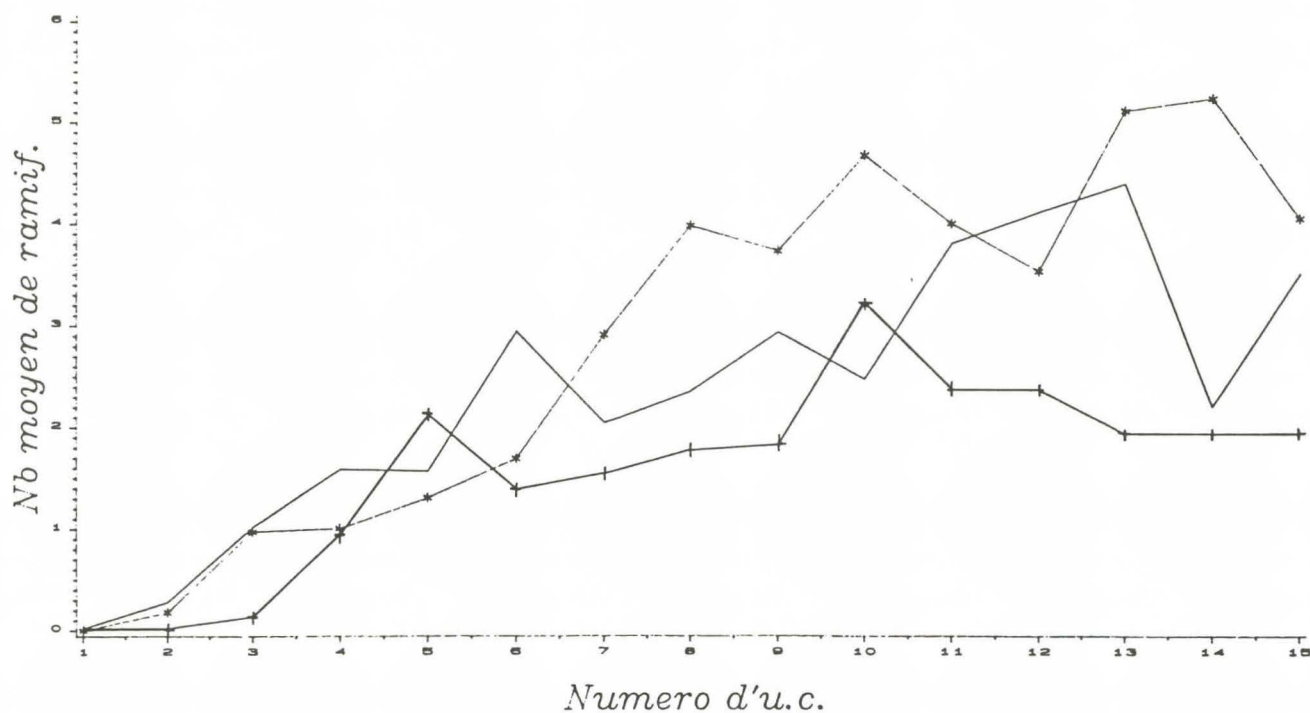


Tableau n°8 : Nombre de rameaux axillaires par u.c. ramifiée :

n° uc	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	Moy. de 8 à 15
PB																
EFF	0	7	25	29	34	42	45	48	35	36	34	29	24	19	16	241
Moy	0	.18	0.97	1	1.30	1.69	2.91	3.98	3.73	4.67	4.00	3.53	5.11	5.23	4.05	4.29
Var	0	.42	2.56	2.69	3.00	3.65	7.87	8.16	6.93	6.48	9.23	6.37	8.17	12.5	10.8	
GT																
EFF	3	7	19	30	32	44	31	31	30	24	23	28	25	15	15	191
Moy	.02	.28	1.01	1.58	1.56	2.94	2.04	2.35	2.93	2.47	3.80	4.11	4.39	2.20	3.50	3.22
Var	.02	1.1	5.36	6.89	7.16	13.8	9.58	12.7	8.57	10.0	16.7	17.9	11.0	6.23	11.3	
RRI																
EFF	0	1	6	24	42	35	42	42	42	48	42	38	34	28	23	291
Moy	0	.01	0.13	0.94	2.13	1.38	1.54	1.77	1.82	3.22	2.37	2.37	1.93	1.93	1.90	2.16
Var	0	.01	0.31	3.25	6.66	4.07	3.15	3.19	3.31	7.14	5.00	4.39	2.77	3.88	5.20	

Courbe 6

Nombre de ramifications par u.c. – Axes 1
Comparaison des trois clones



* = PB235

- = GT1

+ = RRI600

- le nombre d'u.c. ramifiées.

Le long des axes d'ordre 1 des arbres de 1 à 5 ans, la probabilité de ramification d'une u.c. dépend de son niveau.

Nous considérerons comme ramifiée une u.c. portant la trace d'un axe d'ordre 2 développé, même si celui-ci a été supprimé pour constituer le panneau de saignée, ou s'est élagué précocement.

Il apparaît que les ramifications peuvent se développer dès la première u.c., mais cela arrive très rarement. La proportion d'u.c. ramifiées augmente de la 1ère à la 7ème pour se stabiliser à partir de la 8ème u.c. (voir tableau n°7 et courbe n°5).

Le nombre moyen des u.c. ramifiées du clone PB235 est nettement plus important que celui des deux autres clones, celui du clone GT1 étant le plus faible.

- Nombre de rameaux axillaires par u.c. :

Le nombre de rameaux latéraux d'une u.c. n'est pas lié, d'une façon simple, à son nombre d'entre-noeuds, les coefficients de corrélations entre les deux variables étant faibles.

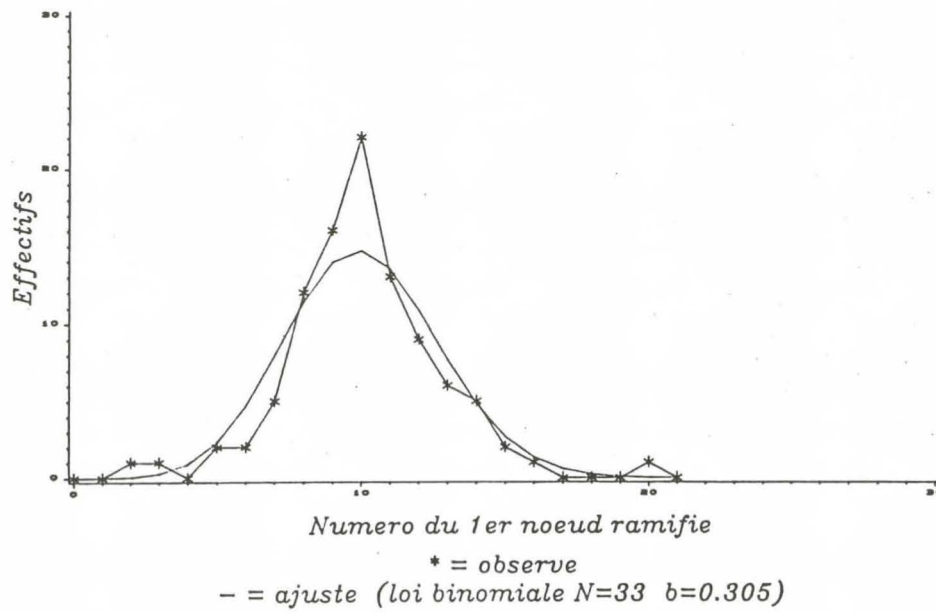
Par contre, le nombre moyen de rameaux par u.c. ramifiée évolue le long de l'axe 1, dans le même sens que le pourcentage d'u.c. ramifiées (voir tableau n°8 et courbe n°6)

Pour le clone PB235 le nombre moyen de rameaux axillaires se stabilise à la 8ème u.c., alors que pour les clones GT1 et RRIM600 il est stable dès la 6ème et la 5ème u.c. respectivement. Le clone PB235 se distingue également par un nombre moyen de ramifications plus élevé que les deux autres clones.

Axes d'ordre 1
Position de la 1ere ramification

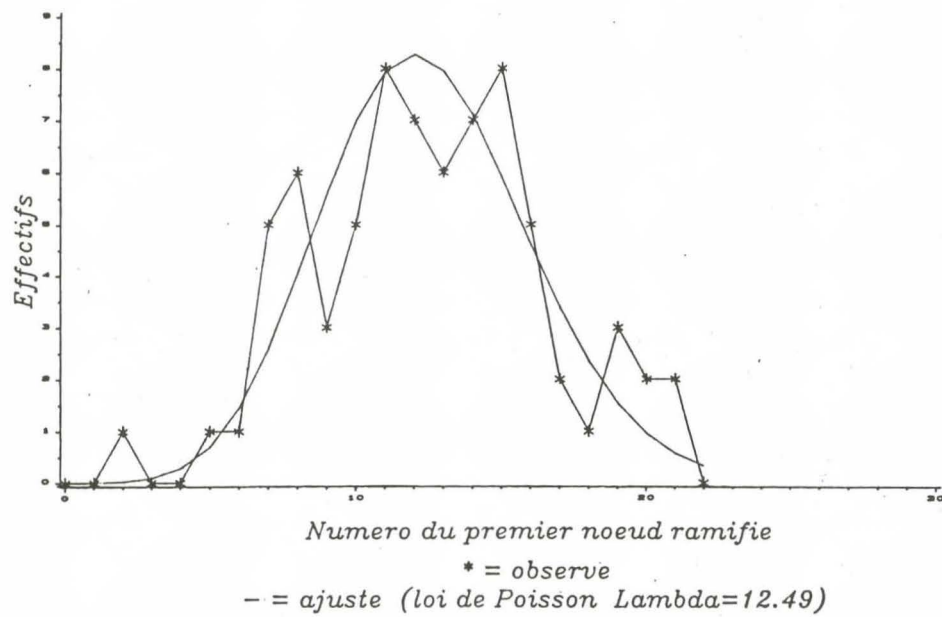
Courbe 7

PB235
UC7 a UC10



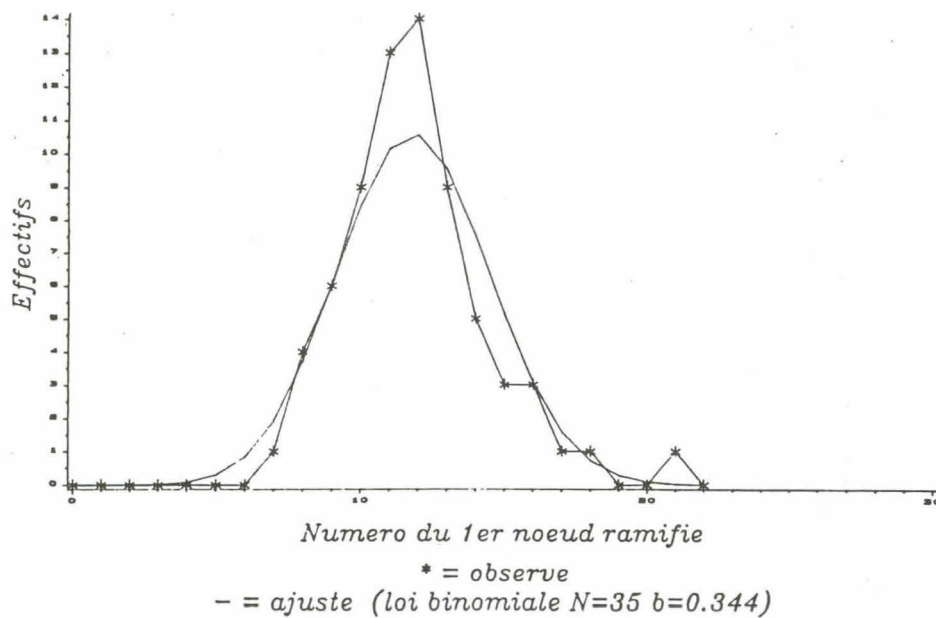
Courbe 8

GT1
JC6 et suivantes



Courbe 9

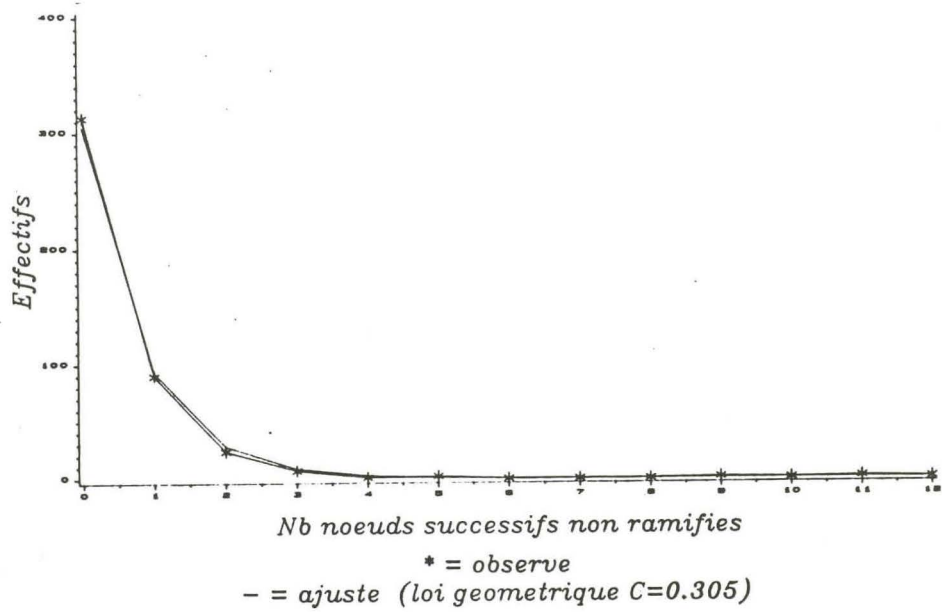
RRIM600
JC5 et suivantes



Axes d'ordre 1
Distance entre ramifications

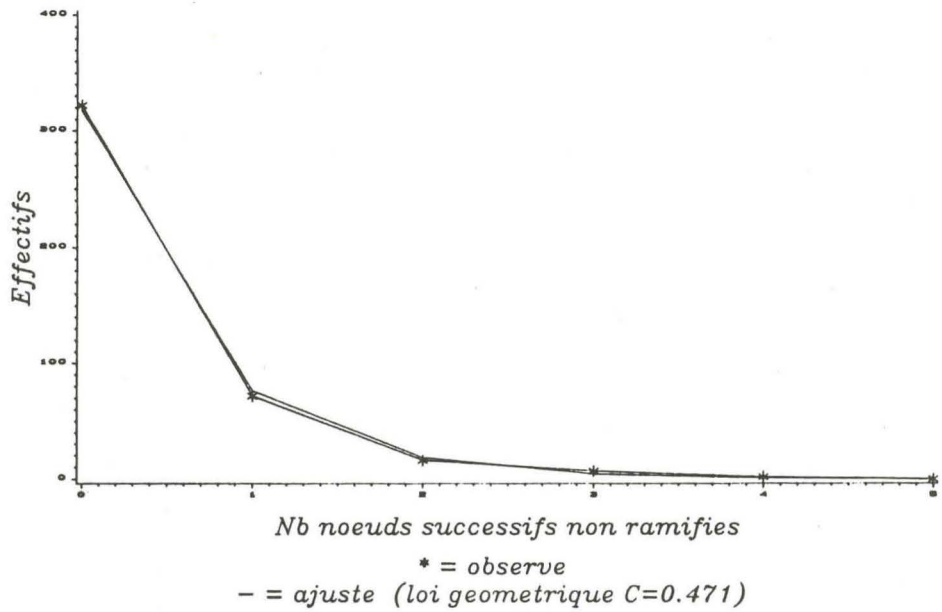
Courbe 10

PB235
UC7 a UC10



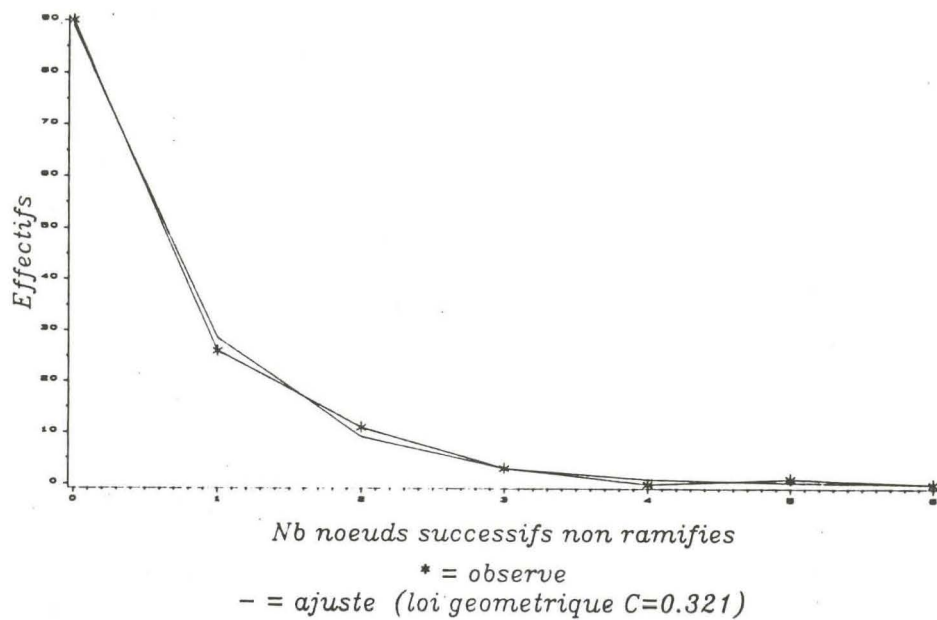
Courbe 11

GT 1
UC6 et suivantes



Courbe 12

RRIM600
UC5 et suivantes



Il est à remarquer que, chez RRIM600, alors que le pourcentage d'u.c. ramifiées est important, le nombre de ramifications par u.c. ramifiée est faible.

Pour approfondir cette étude de la ramification, nous avons tout d'abord cherché à savoir s'il existait une hiérarchie entre rameaux latéraux, en fonction de leur position (1er, 2ème rameau etc..) ou du numéro du noeud porteur (numérotation depuis le sommet ou depuis la base de l'u.c.). Les nombres totaux de noeuds des rameaux situés à des niveaux donnés du tronc ont été comparés selon ces critères. Aucune différence significative n'apparaît : il n'y a donc ni gradient basitone, ni acrotone, à l'intérieur des u.c.

Nous avons ensuite examiné la distribution du premier noeud ramifié dans l'u.c., à partir de sa base, en regroupant les u.c. sur lesquelles le nombre moyen de rameaux axillaires est homogène (voir tableau n°9).

Ces distributions sont ajustées par une loi binomiale, pour les clones PB235 et RRIM600 ($N=33$ et $b=0.31$; $N=35$ et $b=0.33$ respectivement), et par une loi de Poisson pour le clone GT1 ($\lambda=3.62$) (voir courbes n°7 à 9).

Le fait que le numéro du premier noeud ramifié dans l'u.c. suive le même type de loi que le nombre d'entre-noeuds total des u.c., nous indique que la possibilité de se ramifier pour un noeud donné dépend de sa place dans le cycle d'élongation. Tout se passe comme si la possibilité de se ramifier prenait naissance à un temps t_0 au cours du cycle d'élongation de l'u.c., et s'arrêtait à un temps t_1 .

Par ailleurs, à l'intérieur de la zone médiane, la distance entre deux rameaux successifs, exprimée en nombre d'entre-noeuds non ramifiés, suit une distribution géométrique de paramètre C (voir tableau n°10 et courbes n°10 à 12).

Tout se passe donc comme si, à l'intérieur de la zone "ramifiable", chaque noeud donne naissance, ou pas, à une ramification, avec une probabilité constante C .

Le nombre total de rameaux latéraux par u.c. doit selon ces hypothèses se répartir selon une loi géométrique.

Tableau n°9 : Effectifs des premiers noeuds ramifiés par rapport à la base de l'u.c.

1er noeud ramifié	PB235 (uc8 à 15)	GT1 (uc6 à 15)	RRIM600 (uc5 à uc10)
1	0	0	1
2	1	1	0
3	1	0	0
4	0	0	0
5	2	1	0
6	2	1	0
7	5	5	1
8	12	6	4
9	16	3	6
10	22	5	9
11	13	8	13
12	9	7	9
13	6	6	5
14	5	7	3
15	2	8	3
16	1	5	1
17	0	2	1
18	0	1	0
19	0	3	0
20	1	2	1
21	0	1	0

Tableau n° 10 : Nombre de noeuds successifs non ramifiés

Nb de noeuds successifs non ramifiés	PB235 (UC7 à 10)	GT1 (UC6 à 15)	RRIM600 (UC5 à 10)
0	313	322	90
1	90	72	26
2	24	16	11
3	7	7	3
4	1	2	0
5	2		1
6	0		
7	1		
8	0		
9	1		
C	0.305	0.241	0.420

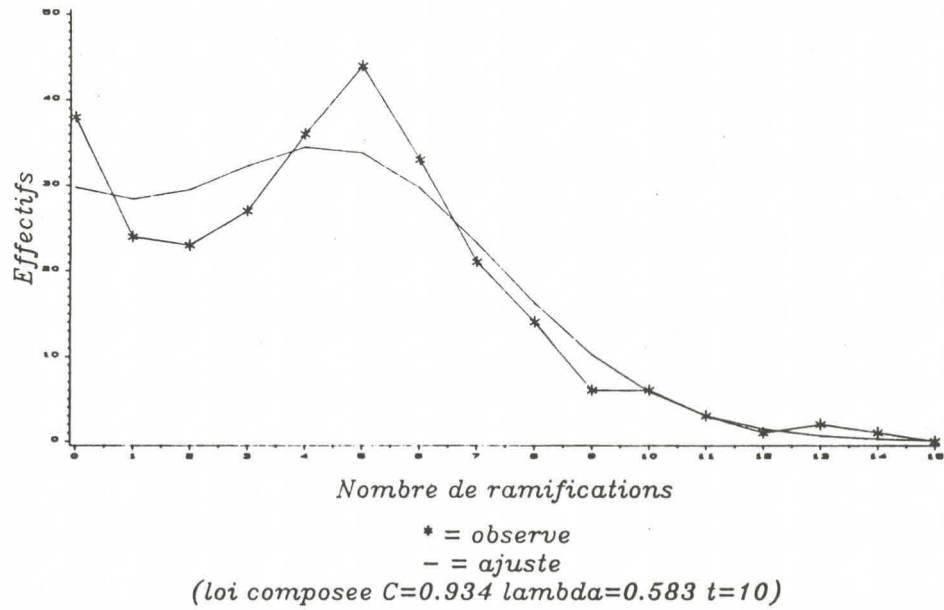
Tableau n°11 : Nombre de rameaux par u.c.

Nb de Ramif.	EFFECTIFS		
	PB235 (UC8 à 15)	GT1 (uc6 à 15)	RRIM600 (uc5 à 10)
0	38	322	121
1	24	72	67
2	23	16	53
3	27	7	46
4	36	2	27
5	44	0	20
6	33		18
7	21		11
8	14		5
9	6		3
10	6		0
11	3		1
12	1		
13	2		
14	1		
TOTAL	279	419	372

Axes d'ordre 1
Nombre de ramifications par UC

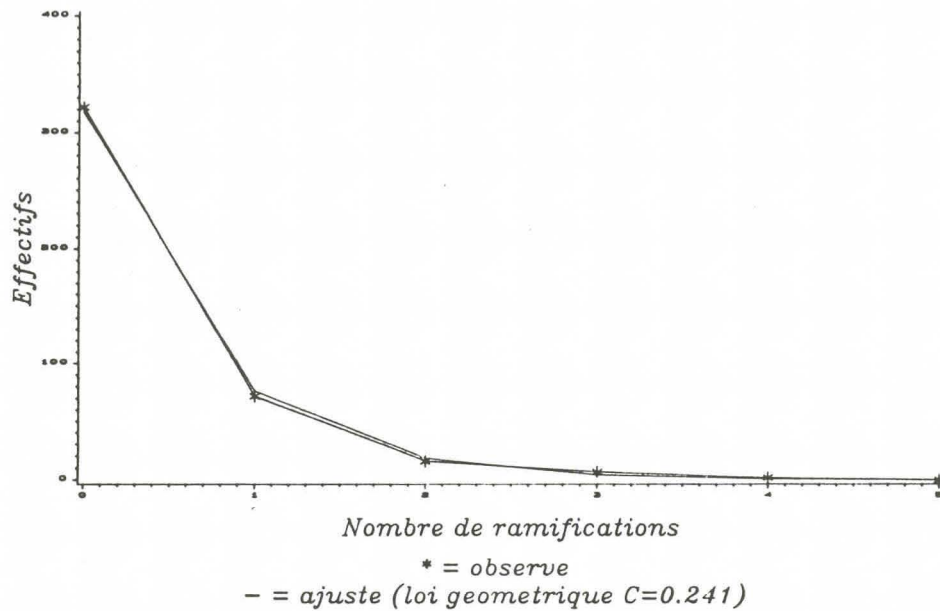
Courbe 13

PB235
UC8 a UC15



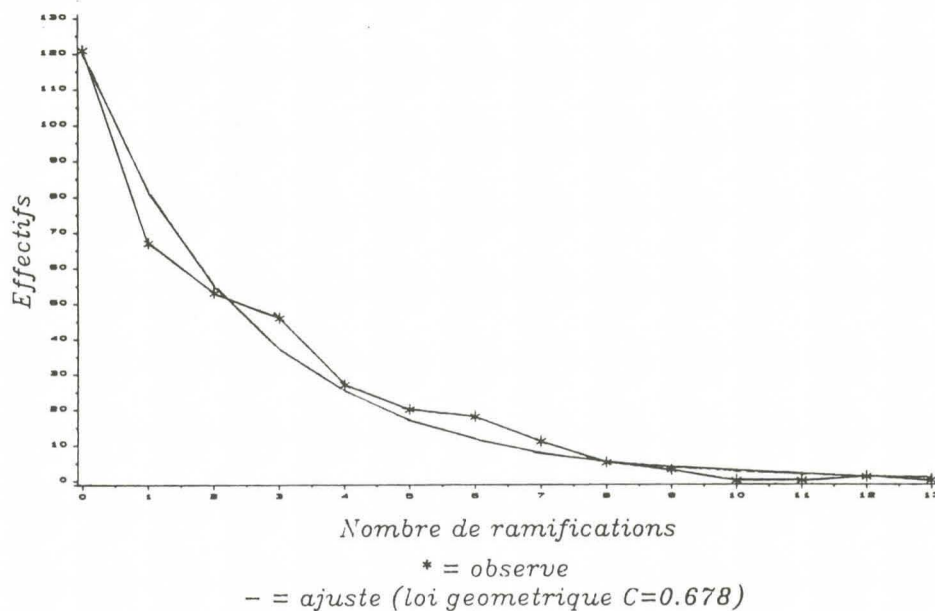
Courbe 14

GT1
UC6 a UC15



Courbe 15

RRIM600
UC5 a UC10



Effectivement les histogrammes du nombre de rameaux par u.c. des clones GT1 et RRIM600 s'ajustent au seuil de 5% à une loi géométrique de paramètre $C = 0.241$ et $C = 0.678$, respectivement (voir tableau n°11 et courbes n°13 et 14).

Par contre l'histogramme du clone PB235 est déformé : les classes supérieures sont proportionnellement trop fournies. Un tel histogramme peut être obtenu si la propagation de la ramification atteint l'extrémité de l'u.c.. Le temps t_1 correspond alors à la fin de la croissance de l'u.c. et la loi géométrique est tronquée. Le nombre de rameaux est dans ce cas figé dans une répartition proche d'une loi de Poisson, dans les classes supérieures.

L'histogramme observé s'ajuste, suivant cette hypothèse, par une loi composée, qui est un mélange d'une loi géométrique et d'une loi de Poisson : on tire d'abord la durée de la propagation de la ramification selon une loi géométrique de paramètre C , tronquée en T . Puis, dans cet intervalle le nombre de réalisations (ou le nombre de rameaux apparues) est issu d'une loi de Poisson de paramètre λ .

Les valeurs des paramètres obtenues pour le clone PB235 sont $C=0.934$, $T=10$ et $\lambda=0.583$ (courbe n°15).

En conclusion, la ramification abondante du clone PB235 est due à la fois à un pourcentage d'u.c. ramifiées et à un nombre de ramifications par u.c. ramifiée plus importants que pour les deux autres clones. A la source de cette différence, se trouve un fonctionnement différent de la mise en place des ramifications, qui se répercute sur les distributions observées.

Tableau n°12 : Rapport de rythme entre axes 1 et 2.

k	Eff.	PB235			Eff.	GT1			Eff.	RRIM600		
		X	v	W		X	v	W		X	v	W
0	27	1	0		12	1	0	-	9	1	0	-
1	53	1	0		52	1.1	0	1.92	31	1.1	0	1.64
2	56	1.4	0		51	1.4	0	1.22	69	1.4	0.1	1.04
3	75	1.7	0.5		104	1.7	0.1	0.99	124	1.7	0.2	0.84
4	141	2.1	0.9		123	2.4	0.6	1.05	106	2.3	0.4	0.86
5	63	3.6	0.9		88	2.9	0.7	1.01	48	2.9	0.3	0.97
6	69	3.6	1.7		89	3.4	0.9	0.99	45	3.8	0.8	0.94
7	55	5.4	1.1		58	4.2	1	1.05	54	4.4	1	0.94
8	52	5.1	1.6		67	4.1	1.4	0.90	59	4.9	1.3	0.91
9	54	6	1.2		74	4.5	1.8	0.87	70	5.4	1.6	0.89
10	49	6.4	0.9		75	5	1.8	0.87	52	6.3	2.7	0.94
11	55	7.6	0.8		43	5.9	1.9	0.94	37	8	1.5	1.08
12	32	8	1.2		21	5.8	2.3	0.84	26	7.7	2.5	0.95
13	26	8.2	0.7		-	-	-	-	50	8.9	1.3	1.02
14	28	8.4	0.5		-	-	-	-	48	7.8	1.5	0.83
15	24	8.8	1.1		-	-	-	-	33	9	4.4	0.89
b w					0.573 +/- 0.934 +/- 0.139				0.6721 +/- 0.943 +/-			

2- LES AXES D'ORDRE 2

2.1- Probabilité d'élongation - Rapport de rythme.

Le rapport de rythme représente le nombre relatif de tests d'accroissements subis par des axes appartenant à deux ordres successifs. A ce rapport de rythme (noté W) sont associées les probabilités de réussite des tests d'accroissements, caractéristiques de chaque ordre de ramification (p pour l'axe 1, b pour les axes 2).

Pratiquement, le rapport de rythme ainsi que la probabilité de réussite des tests sont déduits de descriptions d'arbres, dont le méristème de l'A1 est encore fonctionnel. Les observations ont donc été faites sur des arbres relativement jeunes (4 ans). Les descriptions consistent à compter le nombre d'u.c. réalisées par les différents ordres de ramification, et ceci pour chaque u.c. de l'A1.

On peut déterminer la probabilité d'élongation des axes d'ordre 2, grâce à l'évolution relative de leur nombre moyen d'u.c. et de la variance associée, en fonction du niveau d'insertion (compté en u.c. sur le tronc et noté k) (voir tableau n°12).

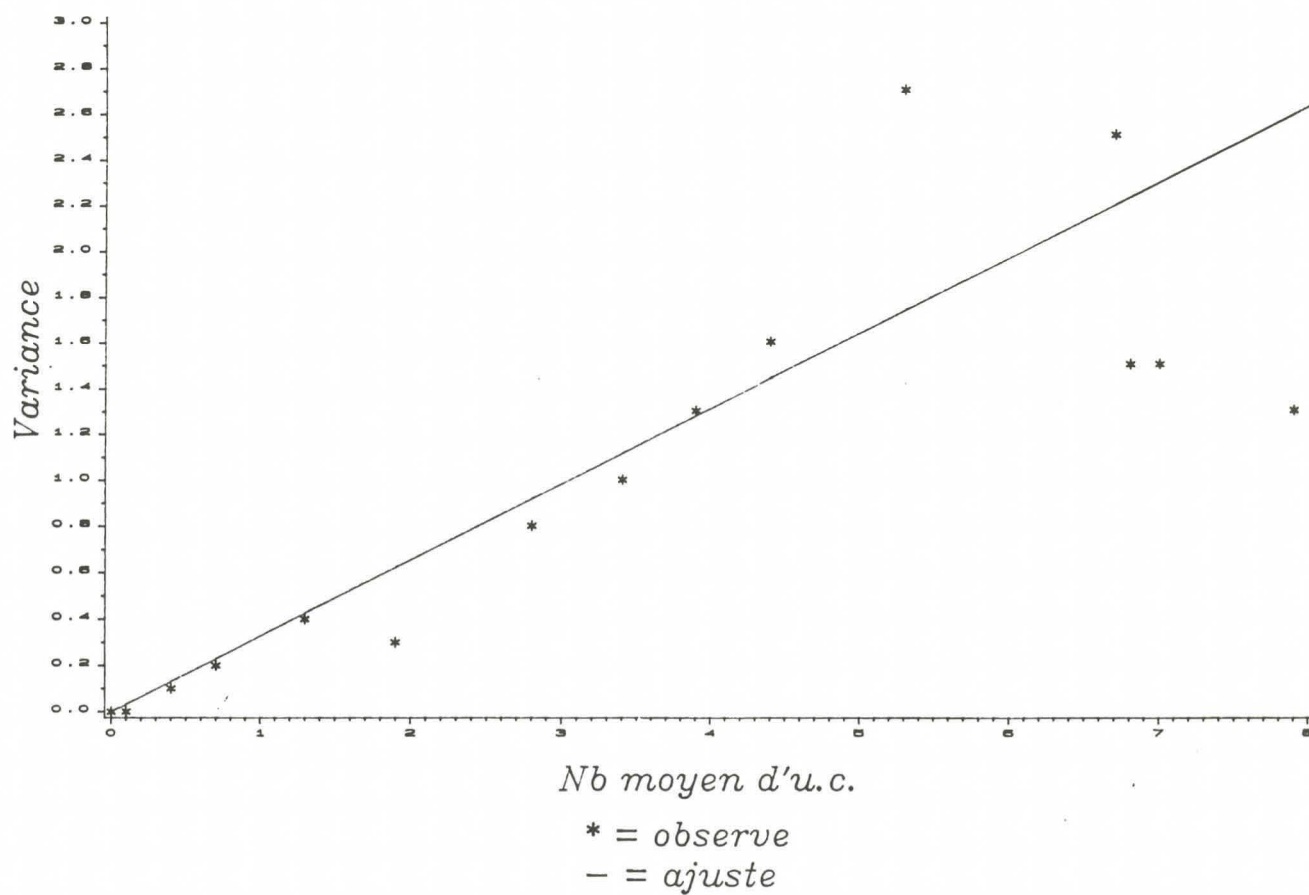
En effet, si l'axe 1 croît selon une loi binomiale (N, p), la dimension des axes d'ordre 2 se répartit, à k u.c. du sommet selon une loi binomiale négative de paramètres k, p .

Sur une u.c. de l'A1, à k u.c. du sommet, si la probabilité d'élongation, b , est constante, le nombre moyen d'u.c. des A2 est :

$$X = \frac{W}{N} b \quad \text{où} \quad N = \frac{k}{p}$$

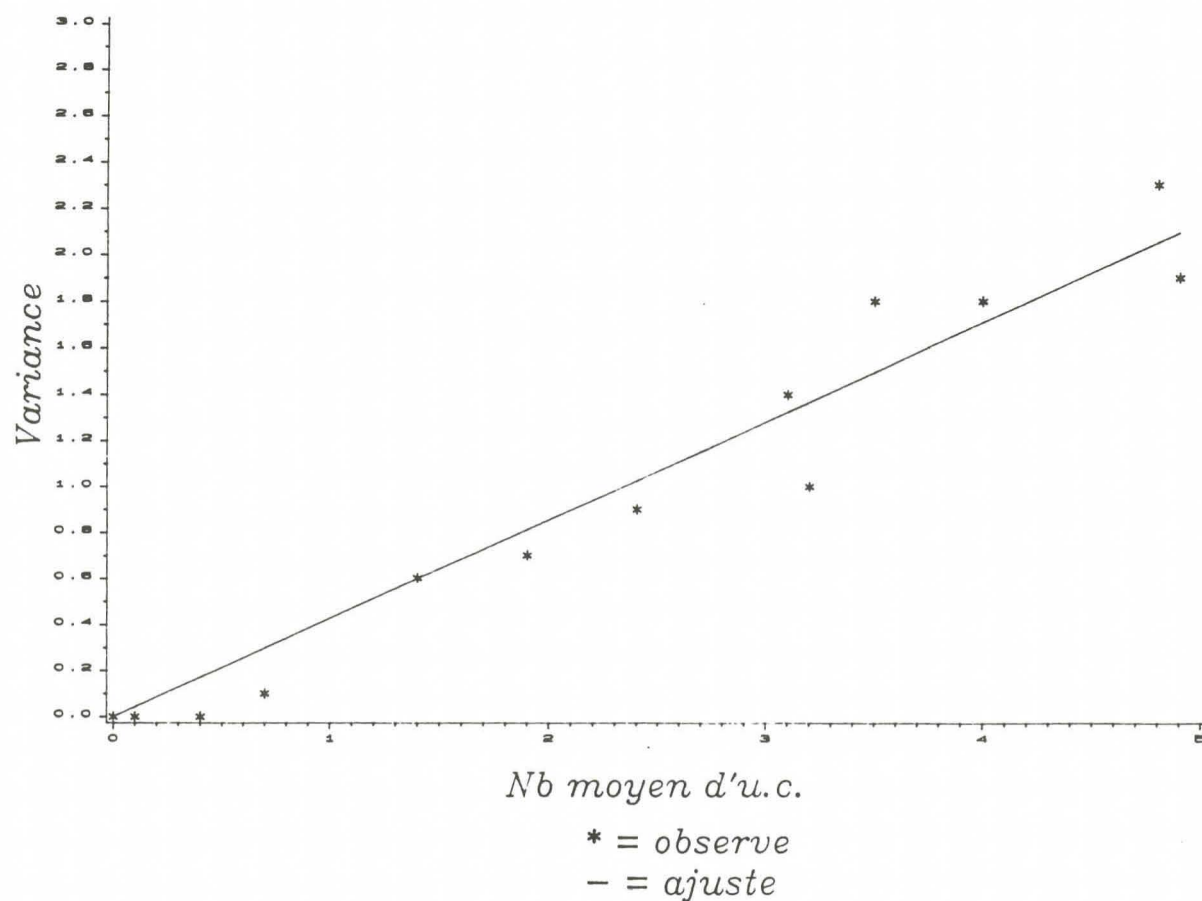
Courbe 16

LIAISON MOYENNE-VARIANCE DES AXES 2 - RRIM600



Courbe 17

LIAISON MOYENNE-VARIANCE DES AXES 2 - GT1



Et la variance moyenne du nombre d'u.c. des rameaux situés sur une u.c. k , ou variance interne, s'écrit

$$v = \frac{WNb}{k} (1-b)$$

Il existe donc une relation linéaire entre le nombre moyen d'u.c. des rameaux situés à un étage k du sommet de l'A1 de x arbres confondus, et la moyenne des x variances internes.

Pour les clones GT1 et RRIM600, cette liaison entre le nombre moyen d'u.c. des A2 et la moyenne des variances internes, peut s'ajuster par une droite (voir courbes n°16 et 17) dont la pente est alors $(1-b)$.

Il en résulte que la probabilité de réussite des tests d'accroissements des axes d'ordre 2 a pour valeur 0.57 et 0.67, pour les clones GT1 et RRIM600, respectivement.

Pour le clone PB235, la variance du nombre moyen d'u.c. n'augmente pas lorsque k augmente. Comme pour les axes d'ordre 1, ce résultat reste difficile à interpréter. En première approche, la stabilité de la variance moyenne indique que la probabilité d'allongement des A2, b est proche de 1.

Pour la suite de ce travail, nous avons considéré b égal à 1. Là encore, une confirmation ultérieure de cette hypothèse est à envisager.

La probabilité b étant supposée connue, W peut être déterminé grâce à la relation existant entre le nombre moyen d'u.c. X et N :

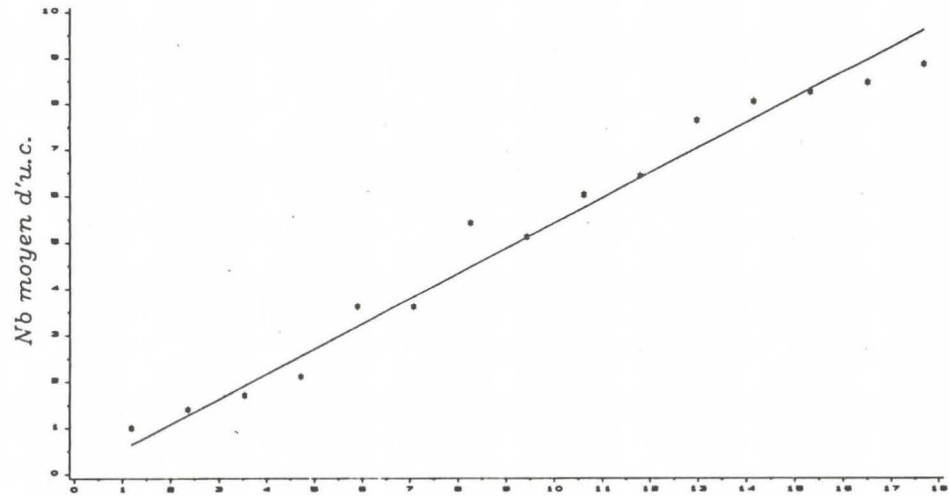
$$X = \frac{WNb}{p} = W - b$$

Pour les trois clones l'évolution de X en fonction de N est linéaire, de pente Wb (voir courbes n°18 à 20). Les valeurs numériques de W ainsi déterminées sont 0.79 et 0.78 pour les clones GT1 et RRIM600 respectivement, et de 0.54 pour PB235.

Evolution du nombre moyen d'u.c. des A2
en fonction leur niveau sur l'A1

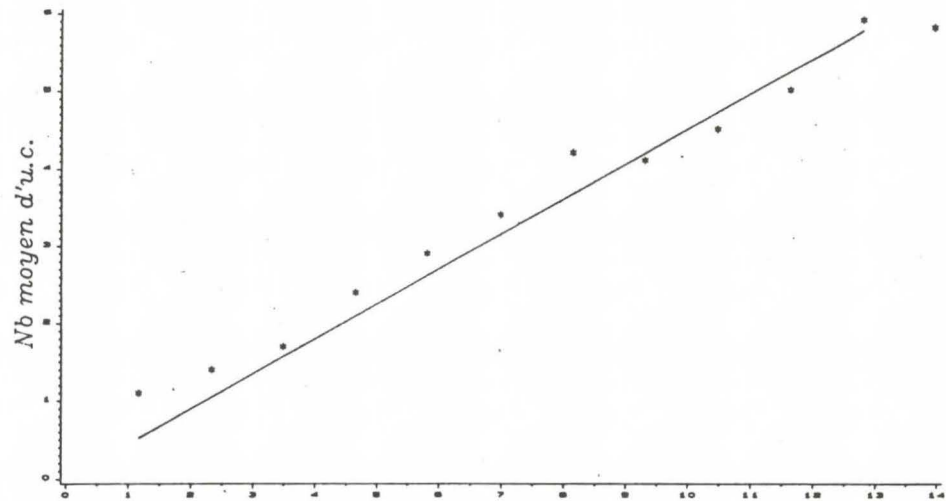
Courbe 18

PB235



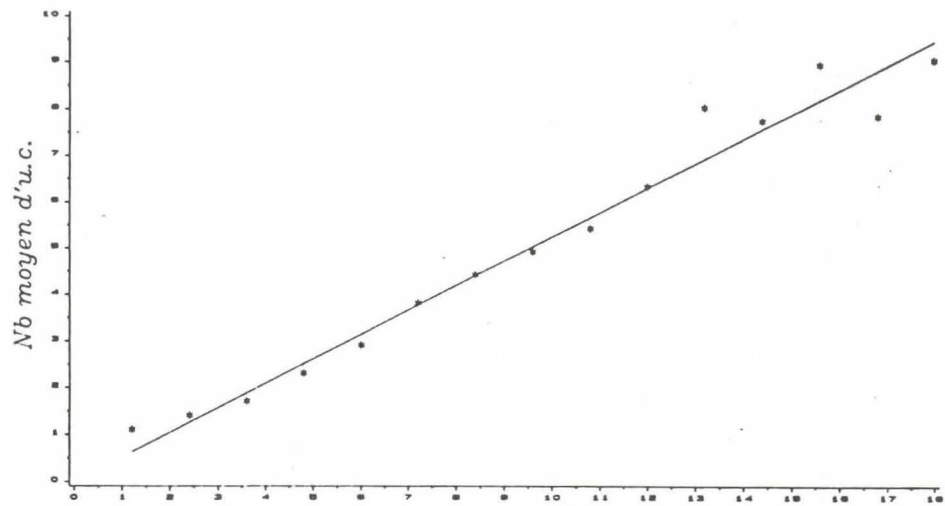
Courbe 19

GT1



Courbe 20

RRIM600



Dimension

* = observe

- = ajuste

Les paramètres calculés ont une influence sur le port des clones en ce sens que, si le nombre moyen d'u.c. réalisées dans une population d'axes 2 à k u.c. du sommet, lié au produit Wb , est assez semblable, la distribution de ce nombre d'u.c. peut être très différente. Ainsi, chez PB235, quasiment tous les axes 2 auront le nombre maximal d'u.c., puisque la probabilité b est proche de 1. Par contre, les axes d'ordre 2 ont deux fois moins de tests d'accroissements que les axes d'ordre 1.

Dans le cas opposé, représenté par GT1, la probabilité b étant proche de 0.5, la variance du nombre d'u.c. réalisées est maximale, et peu de branches réussissent la totalité des tests. Par contre le nombre de tests est réduit seulement d'un facteur 0.8 pour les axes d'ordre 2.

Ceci quantifie bien les différences visuelles du port primaire de ces clones.

Pour l'analyse de cimes, RRIM600 présente des caractères intermédiaires, ayant un rapport de rythme proche de celui de GT1, et une probabilité d'allongement des A2 un peu plus élevée.

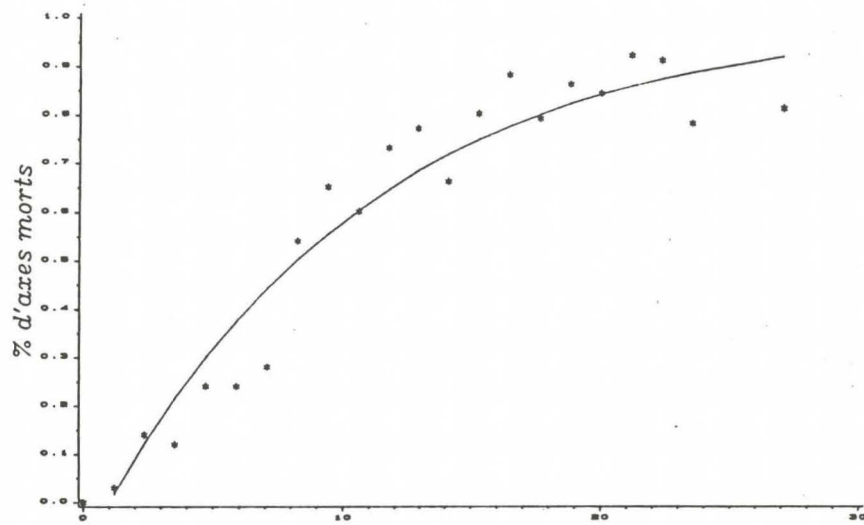
On peut par ailleurs supposer que chez GT1, les branches qui réussissent un grand nombre d'u.c. ont tendance à se métamorphoser et à devenir, après mortalité du méristème terminal de l'A1, l'axe 1 d'un complexe réitéré sylleptique.

Ces branches qui ont un développement particulier sont, chez GT1, visibles très tôt, puisqu'entourées d'axes proportionnellement beaucoup plus courts. Chez PB235 par contre, tous les axes 2 sont fortement développés, et aucun ne se distingue avant la mort du méristème terminal de l'A1.

MORTALITE DES AXES 2

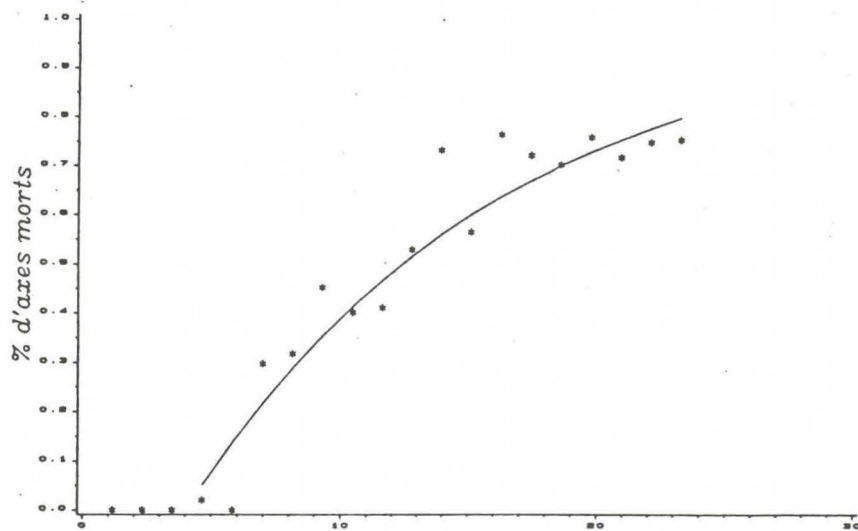
Courbe 21

PB235



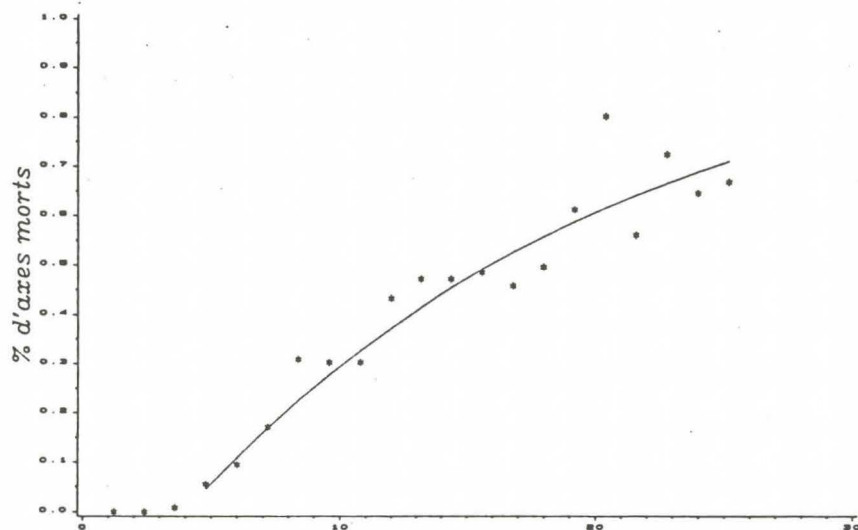
Courbe 22

GT1



Courbe 23

RRIM600



Dimension avant mort de l'apex

* = observe

- = ajuste

2.2- Mortalité des méristèmes terminaux.

Sur chaque u.c., en partant du sommet des arbres, le nombre d'axes 2 présents, et parmi eux, ceux dont le méristème terminal a cessé de fonctionner a été noté.

Le pourcentage cumulé d'axes 2 dont le méristème a cessé de fonctionner est alors exprimé en fonction de la dimension correspondante (voir courbes n°21 à 23).

Comme pour les axes d'ordre 1, les courbes peuvent être ajustées par une fonction exponentielle croissante :

$$F(N) = 1 - C^N$$

Pour le clone GT1, la fonction est décalée de quatre unités, c'est à dire que tout se passe comme si la mort des méristèmes n'intervenait qu'à partir du 5ème test d'accroissement. La viabilité est de 0.943 (+/- 0.07). Pour le clone RRIM600, la courbe théorique est décalée également de 4 unités, et la viabilité est de 0.921 (+/- 0.012).

Pour le clone PB235, le décalage n'est que de deux unités, et la valeur de la viabilité est à la plus faible : 0.909 (+/- 0.26).

Ces résultats indiquent, pour les trois clones, que les méristèmes des axes 2 peuvent cesser de fonctionner plus tôt, et que leur probabilité de rester vivant est moindre que ceux des axes 1. Ceci exprime un fonctionnement différent en fonction de l'ordre de ramification, et plus précisément une diminution des potentialités par augmentation de l'ordre.

Tableau n°13 : Nombre d'entre-noeuds par u.c. des axes d'ordre 2

PB 235						
	UC1	UC2	UC3	UC4	UC5	UC6
Effec.	516	363	266	201	141	72
Moy.obs	12.47	16.36	20.28	22.45	23.24	23.63
Var.obs	9.16	15.08	15.12	10.99	9.77	6.98
n	46	-	-	43	39	33
b	0.27	-	-	0.52	0.60	0.72
	+/- .005			+/- .010	+/- .013	+/- .018
khi 2	12.53			9.26	9.18	3.76
ddl	12			10	8	5
p%	0.40			0.51	0.33	0.58
L	-	16.36	-	-	-	-
khi 2		19.97				
ddl		15				
p%		0.17				

	GT 1			RRIM 600		
	UC1	UC2	UC3	UC1	UC2	UC3
Effec.	283	156	86	145	108	75
Moy.obs	16.50	18.94	22.38	15.95	18.71	20.84
Var.obs	9.85	18.75	25.66	17.27	17.56	15.01
n	41			-	100	72
b	0.40			-	0.19	0.29
	+/- .008				+/- .007	+/- .012
khi 2	4.09				7.09	3.66
ddl	12				8	5
p%	0.98				0.53	0.60
L	-	18.93	22.53	16.03	18.65	20.84
khi 2		9.77	4.71	9.31	5.38	10.06
ddl		12	7	12	9	6
p%		0.64	0.70	0.68	0.80	0.12

Tableau n°14 : Nombre d'entre-noeuds par u.c. des axes d'ordre 3 et 4.

PB 235					GT 1		RRIM 600	
Axes 3				Axes 4	Axes 3		Axes 3	
	UC1	UC2	UC3	UC1	UC1	UC2	UC1	UC2
Effec.	228	125	62	63	148	50	98	53
Moy.obs	13.40	16.55	20.34	11.68	16.77	19.94	14.53	17.40
Var.obs	10.00	13.12	14.06	8.32	12.96	23.06	15.00	21.49

n	51	73	59	36	75	-	-	-
b	0.27	0.23	0.35	0.33	0.22	-	-	-
	+/- .008	+/- .009	+/- .015	+/- .020	+/- .008			

khi 2	9.57	7.27	6.75	2.15	4.68			
ddl	10	8	4	4	10			
p%	0.48	0.51	0.15	0.71	0.91			

L	-	16.34	20.02	-	16.54	20.01	14.56	17.63

khi 2		11.58	5.61		9.70	4.79	6.59	6.71
ddl		11	5		11	4	9	4
p%		0.40	0.35		0.56	0.31	0.68	0.15

2.3- Nb de noeuds des u.c.

Comme pour les A1, nous observons un "effet de base", le nombre des entre-noeuds augmentant le long de l'axe.

Nous avons testé l'existence d'une relation entre la "vigueur" de l'u.c. porteuse et celle du rameau axillaire. Pour cela, nous avons considéré deux sous-populations constituées des u.c. des A1 ayant plus de 25 entre-noeuds ou moins de 25 entre-noeuds. Sur chacune d'elles nous avons comparé le nombre d'entre-noeuds des premières, deuxièmes, et troisièmes u.c. des A2, ainsi que le nombre total d'entre-noeuds des A2.

Les moyennes et les variances de ces sous-populations sont tout à fait semblables. Il n'y a donc pas d'effet du nombre d'entre-noeuds de l'u.c. porteuse sur le nombre d'entre-noeuds réalisés sur le rameau axillaire.

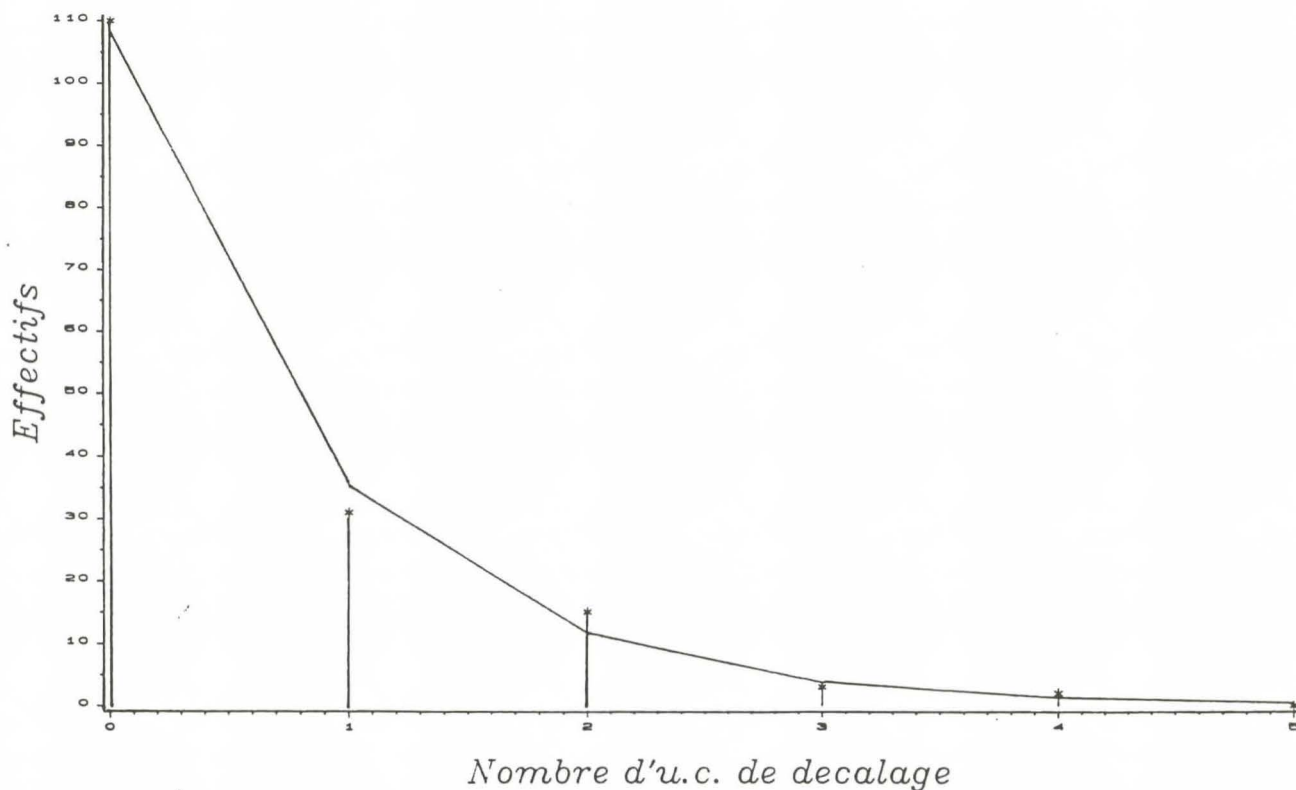
Par ailleurs, les axes d'ordres 2 et suivants ont le même comportement que les A1 : réalisations suivant des lois de Poisson pour les clones GT1 et RRIM600, et suivant des lois soit de Poisson, soit binomiales selon les u.c. pour PB235. Les ajustements obtenus sont plus satisfaisants que pour les axes 1, les effectifs étant nettement supérieurs (voir tableaux n°13 et 14 et annexe n°2).

2.4 - La ramification

- Délai de développement des axes d'ordre 3.

Sur les axes d'ordre 2, des développements différés de plus d'une u.c. peuvent se produire, particulièrement chez GT1.

GT 1 -- Delai d'apparition des axes 3



* = observe (Loi Geometrique $C=0.33$)
 - = ajuste

Tableau n°15 : Pourcentage d'u.c. ramifiées sur les axes 2.

n°uc	1	2	3	4	5
PB235					
EFF.	42	91	120	102	62
%	0.16	0.41	0.67	0.70	0.71
GT1					
EFF.	2	18	19	8	
%	0.01	0.20	0.46	0.42	
RRIM					
EFF.	10	32	22	13	13
%	0.08	0.36	0.47	0.45	0.68

Ainsi, chez ce clone, parmi 161 rameaux ayant une u.c. et situés à plus de une u.c. du sommet de l'axe 2 porteur, 30% étaient apparues avec du retard. Chez PB235 et RRIM600 ce pourcentage n'est que de 10%.

Chez GT1, seul clone à avoir un effectif suffisant de tels axes pour effectuer un ajustement, ce retard de développement mis en évidence se répartit de façon exponentielle (voir courbe n°24).

- Nombre d'u.c. ramifiées.

Comme pour les axes d'ordre 1, le clone PB235 a un nombre d'u.c. ramifiées plus important. L'effet de base se retrouve également, pour les trois clones, mais les 1ères u.c. sont un peu plus ramifiées, et dès la 3ème le pourcentage de ramification est stable (voir tableau n°15).

Nous observons, pour les trois clones (PB235, GT1, RRIM600), une diminution du pourcentage d'u.c. ramifiées : de 0.86, 0.62 et 0.71 pour les axes d'ordre 1 (voir page 24) il passe à 0.69, 0.44 et 0.53 pour les axes d'ordre 2, respectivement. Ils conservent néanmoins leur caractéristiques, PB235 restant le plus ramifié et GT1 le moins.

- le nombre de ramifications par u.c..

Comme pour le pourcentage d'u.c. ramifiées, nous constatons une diminution du nombre moyen de ramifications par u.c. pour les trois clones. Cette diminution est importante : de 4.29 à 1.72 pour PB235, de 3.22 à 1.30 pour GT1, de 2.16 à 0.89 pour RRIM600. Là encore l'ordre respectif des clones est maintenu.

En ce qui concerne l'ajustement du nombre de ramifications par u.c. (voir tableau n°16), le raisonnement mené pour les axes d'ordre 1 ne peut être repris dans le cas des axes d'ordre 2, du fait de l'orthotropie complexe et de

Tableau n°16 : Nombre moyen de ramifications par u.c. des axes 2.

n° uc	1	2	3	4	5
PB235					
EFF.	264	223	178	145	87
Moy.	0.21	0.79	1.77	1.77	1.61
Var.	0.28	1.32	3.32	3.19	2.58
GT1					
EFF.	173	113	60	27	17
Moy.	0.02	0.43	1.07	1.07	1.77
Var.	0.06	1.24	4.46	3.03	5.59
RRIM					
EFF.	127	89	47	31	19
Moy.	0.10	0.71	0.85	0.87	0.95
Var.	0.14	1.38	1.28	1.47	0.89

Tableau n°17 : Pourcentage de ramifications apparues par zone sur les axes 2.

Zone	PB235		GT1		RRIM600	
	EFF.	%	EFF.	%	EFF.	%
1	22	0.112	64	0.207	25	0.158
2	61	0.311	105	0.340	55	0.348
3	113	0.288	140	0.226	78	0.247

l'hypotonie. En effet, ces deux phénomènes qualitatifs se traduisent par des probabilités différentes d'entrer en fonctionnement des bourgeons, selon leur position sur la section du rameau porteur.

Par conséquence les distances entre ramifications, en nombre d'entre-noeuds non ramifiés, ne suivent plus des distributions géométriques.

Pour préciser ce phénomène, nous avons effectué un relevé en distinguant trois zones dans la section des A2 : la zone 1 correspond aux bourgeons situés dans le quart supérieur, la zone 2 à ceux situés dans le quart inférieur, et la zone 3 à ceux des deux cotés de la section.

Le nombre de ramifications apparues par zone met en évidence l'orthotropie complexe (voir tableau n°17).

Elle est particulièrement marquée chez PB235, mais pour les trois clone la zone 2 a un pourcentage de ramifications supérieur aux deux autres zones.

3- LES AXES D'ORDRE 3 ET 4

Seul le clone PB235 développe régulièrement quatre ordre de ramification. Chez GT1 et RRIM600, les axes d'ordre 3, eux-mêmes peu développés, ne portent que rarement des ramifications. En effet l'effet de base déjà décrit sur les axes 1 et 2 se retrouve sur les axes d'ordre supérieur : la ramification n'apparaît que rarement dès la première u.c., et si l'axe porteur se développe peu, l'ordre suivant peut ne pas s'exprimer.

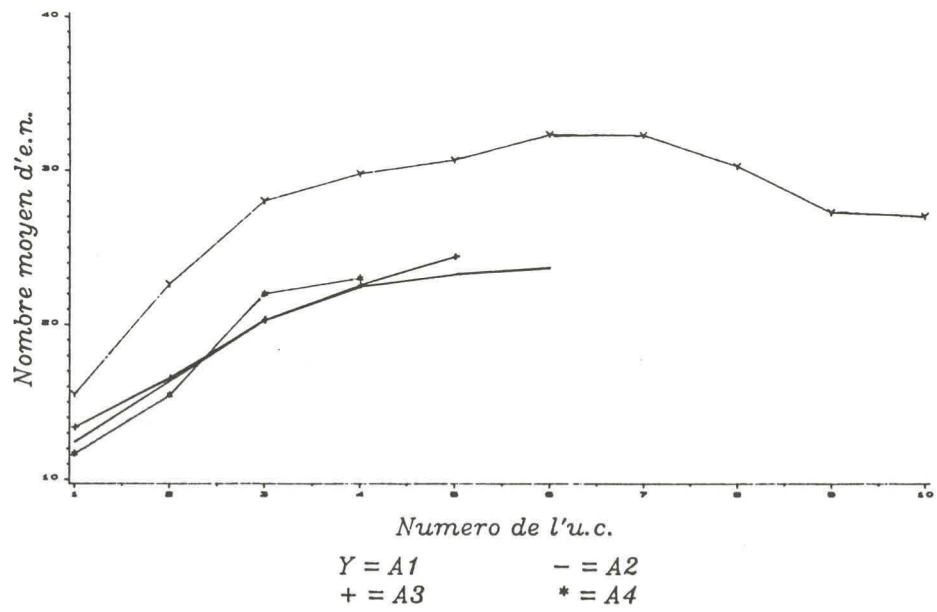
Nous retrouvons également une augmentation du nombre moyen d'entre-noeuds par u.c. de la base vers l'extrémité du rameau. Des ajustements ont pu être réalisés, qui correspondent aux mêmes caractéristiques que pour les axes 1 et 2.

Néanmoins, lorsqu'on compare les axes d'ordre successifs (ou ramifications séquentielles), on constate que le nombre moyen d'entre-noeuds par u.c. diminue avec l'ordre (voir courbes n°25 à 27). Cette diminution est particulièrement

comparaison des axes sequentiels
Nombre moyen d'e.n. par u.c.

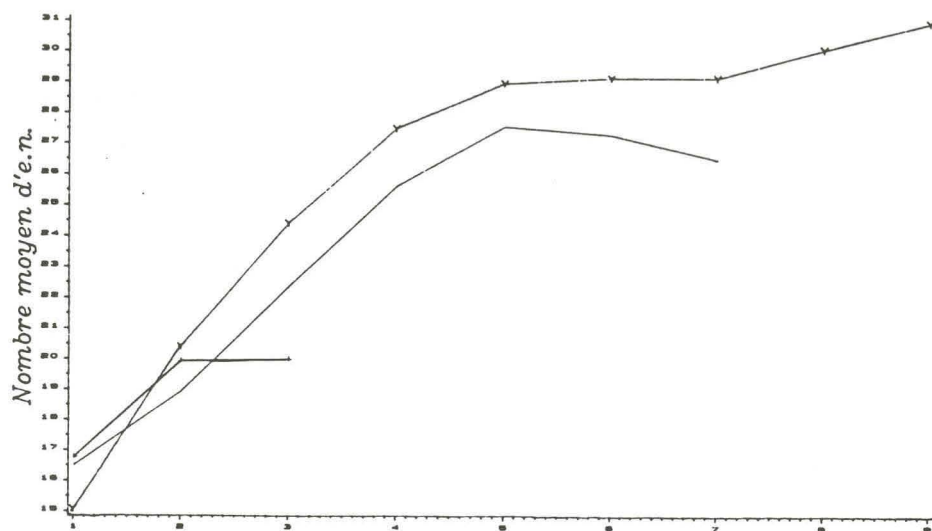
Courbe 25

PB235



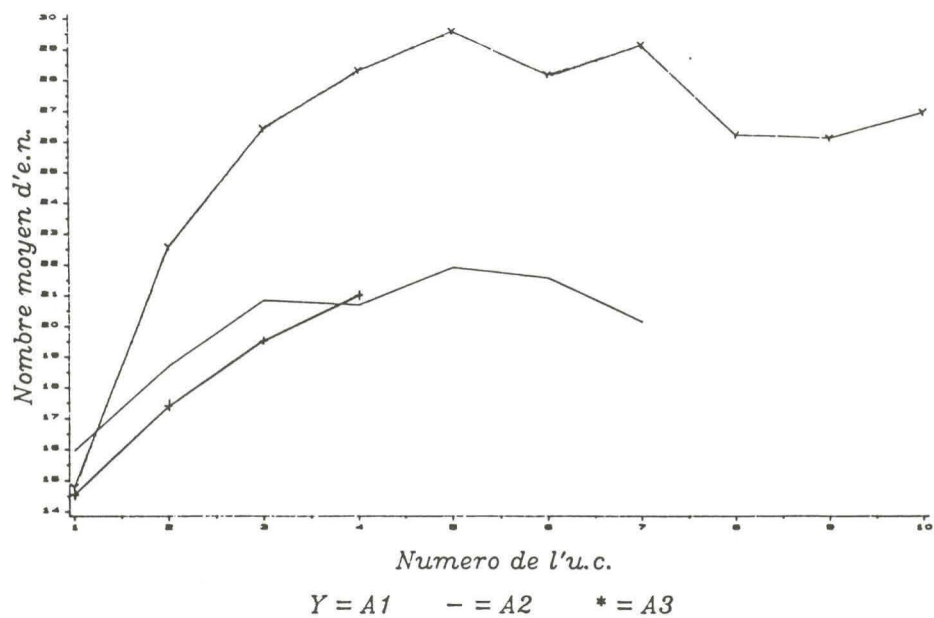
Courbe 26

GT1



Courbe 27

RRIM600



nette entre les axes d'ordre 1 et 2. On constate également que l'effet de base est moins marqué : l'augmentation du pourcentage d'u.c. ramifiées est plus rapide, l'augmentation du nombre moyen d'entre-noeuds par u.c. le long des axes est par contre moins rapide.

4- LES COMPLEXES REITERES.

Comme nous l'avons décrit précédemment, deux types de complexes réitérés se développent chez l'hévéa.

Le premier type, provient du développement de branches en position d'ordre 2, alors que le méristème terminal de l'axe 1 est encore fonctionnel. Au cours de leur croissance, ces axes d'ordre 2 se redressent progressivement, surtout chez PB235 (on dit alors qu'elles se métamorphosent), ou concurrencent l'axe 1 dès leur apparition, surtout chez RRIM600.

Ces complexes réitérés se caractérisent, par un nombre d'u.c. proche de celui du tronc au dessus de leur point d'insertion, et par une durée de vie prolongée par rapport à celle des axes 2. Chez RRIM600, leur durée de vie peut être très longue, puisqu'ils constituent parfois la continuation de l'axe 1.

Le deuxième type de complexes réitérés, se développe après la fin de fonctionnement du méristème terminal de l'A1. Ils permettent à l'arbre de continuer sa croissance en hauteur.

Le nombre de ces deux types de complexes réitérés influe sur le port des hévéas, après élagage des axes d'ordre 2, et permet de différencier les clones. En effet, le comptage du nombre de ces complexes par arbre met en évidence des stratégies différentes pour chaque clone (voir tableau n°18):

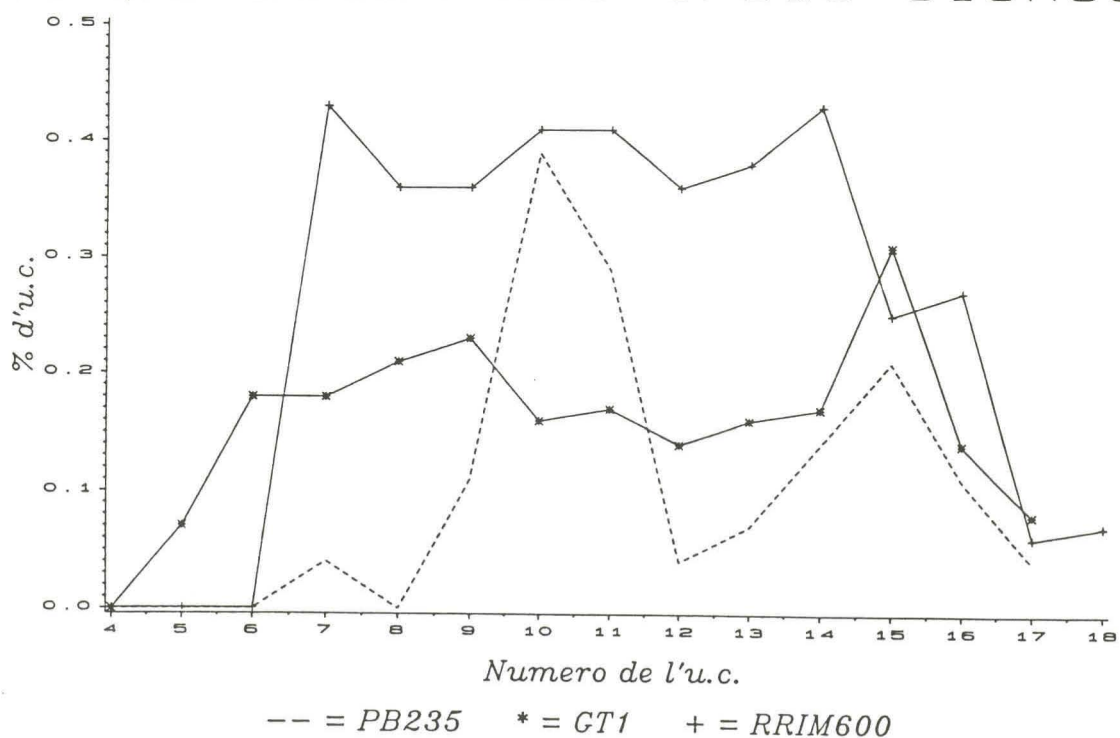
RRIM600 présente un nombre de complexes réitérés du premier type nettement plus important que les deux autres clones, mais par contre ceux du second type sont moins fréquents. A l'opposé PB235 a un nombre moyen de complexes du

Tableau n°18 : Nombre de complexes réitérés de chaque type

	PB235	GT1	RRIM600
Nb moyen d'A2 mét.	1.53	1.70	3.10
Nb moyen de relais	3.39	2.56	2.17

Courbe 28

Pourcentage d'u.c. ayant au moins un A2 metamorphose
 Comparaison des trois clones



second type le plus fort, alors qu'il développe peu de complexes provenant de métamorphoses. GT 1 présente des valeurs moyennes pour les deux types.

Les clones diffèrent, en outre, par la position des complexes réitérés le long du tronc. Ainsi, nous voyons, sur la courbe n°28, que RRIM600 a non seulement un nombre élevé de tels complexes réitérés, mais qu'ils apparaissent tôt, dès la 4ème u.c., et qu'ils se répartissent uniformément le long du tronc.

PB235, par contre, semble présenter des zones préférentielles pour l'apparition des complexes réitérés sylleptiques (aux alentours de la 10ème et de la 15ème u.c.).

Chez GT1, le nombre de complexes est plus faible mais réparti, comme chez RRIM600, uniformément le long du tronc.

D'autre part, le nombre d'A2 métamorphosés porté par chaque u.c. du tronc diffère selon les clones. Chez PB235, sur 28 arbres échantillonnés, 46 axes 2 métamorphosés ont été repérés. 32 étaient seuls dans l'u.c. porteuse, 14 étaient groupés par deux.

Chez GT1, 50 axes métamorphosés ont été relevés, dont 42 étaient isolés et seulement 4 étaient disposés par deux dans l'u.c. porteuse. Chez RRIM600, enfin, 107 complexes réitérés de ce type ont été comptés, dont 81 isolés, 20 groupés par deux, 6 groupés par trois.

Pour ce caractère RRIM600 se distingue donc encore des deux autres clones.

De la présence et de la répartition de ces complexes réitérés le long du tronc dépend le port de l'arbre à l'âge adulte :

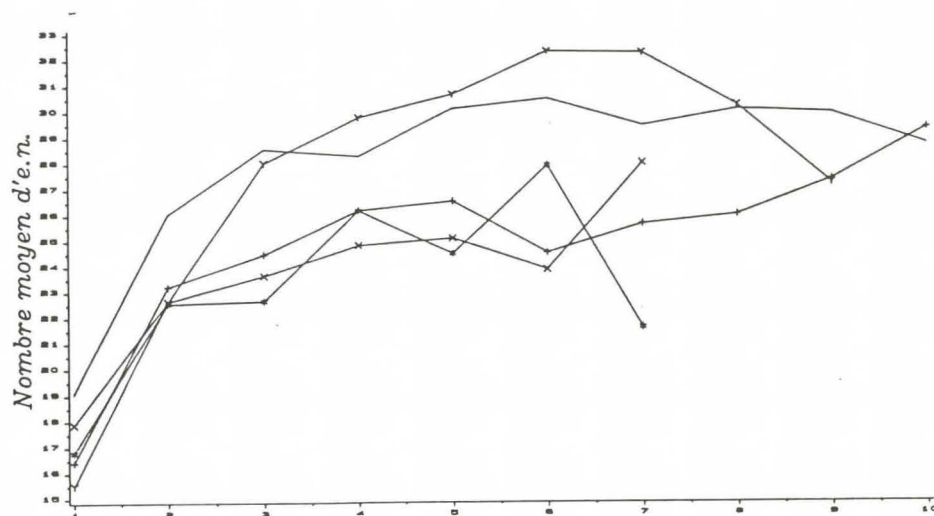
Chez RRIM600, le nombre et l'importance des complexes réitérés qui apparaissent alors que le méristème terminal est encore fonctionnel confèrent à l'arbre adulte un port en triangle, pointe vers le bas, bien connu des hévéaculteurs.

PB 235 a tendance à l'âge adulte à avoir un tronc trop dégarni, dû au faible nombre de ce type de complexe, et à avoir l'ensemble de son

Nombre moyen d'e.n. par u.c. des axes 1
comparaison des complexes reitères succesifs - PB235

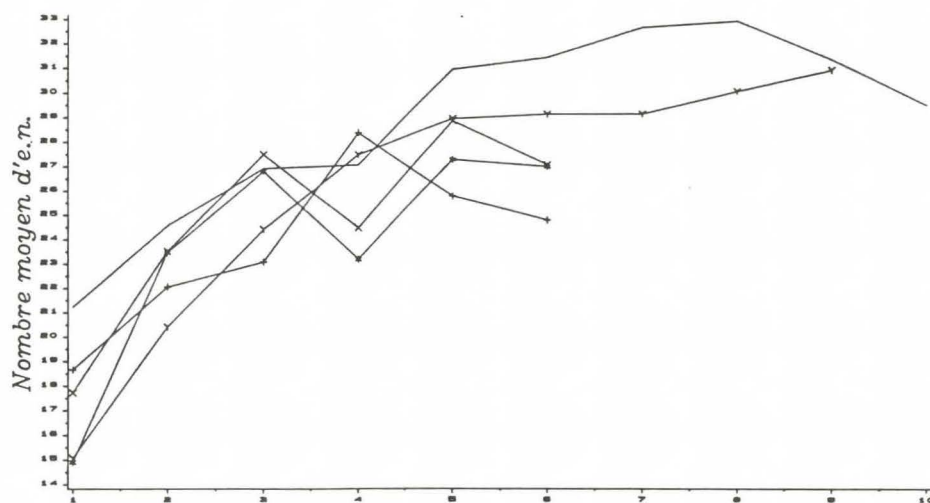
Courbe 29

PB235



Courbe 30

GT1

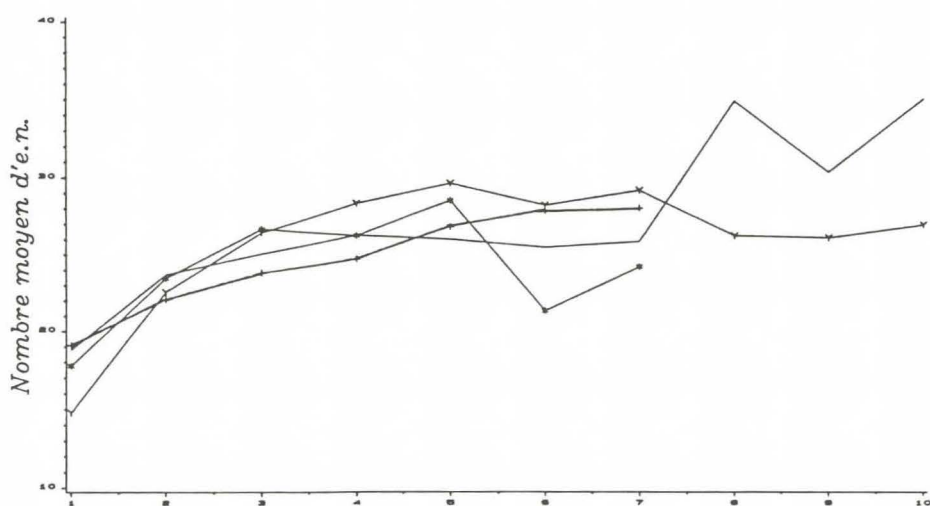


Numero de l'u.c.

Y = A1 - = A2 metamorphose
+ = 1er relais * = 2eme relais X = 3eme relais

Courbe 31

RRIM600



Numero de l'u.c.

Y = A1 - = A2 metamorphose
+ = 1er relais * = 2eme relais

feuillage situé très en hauteur. Ce caractère pourrait être défavorable à sa résistance au vent.

- le nombre d'e.n.

Nous avons comparé les axes d'ordre 1 des différents complexes réitérés , au tronc (voir courbes n°29 à 31). Pour les clones GT1 et RRIM600, le nombre d'entre-noeuds par u.c. des axes relais successifs (c'est-à-dire se succédant après chaque mortalité d'apex), aussi bien que celui des axes 2 métamorphosés, est semblable à celui du tronc.

Par contre, chez PB235, les axes 2 métamorphosés sont semblables au tronc, alors que les axes relais ont un nombre d'entre-noeuds par u.c. inférieur. Ce phénomène peut être rapproché du fait que PB235 a le nombre moyen de complexes réitérés proleptiques le plus élevé, ce qui doit provoquer une compétition plus forte entre eux.

Les effectifs étant trop réduits nous n'avons pas effectué d'ajustements sur les histogrammes de répartition du nombre d'entre-noeuds par u.c. des complexes réitérés.

- La ramification

Comme précédemment, nous avons relevé le pourcentage d'u.c. ramifiées, ainsi que le nombre moyen de ramifications par u.c.

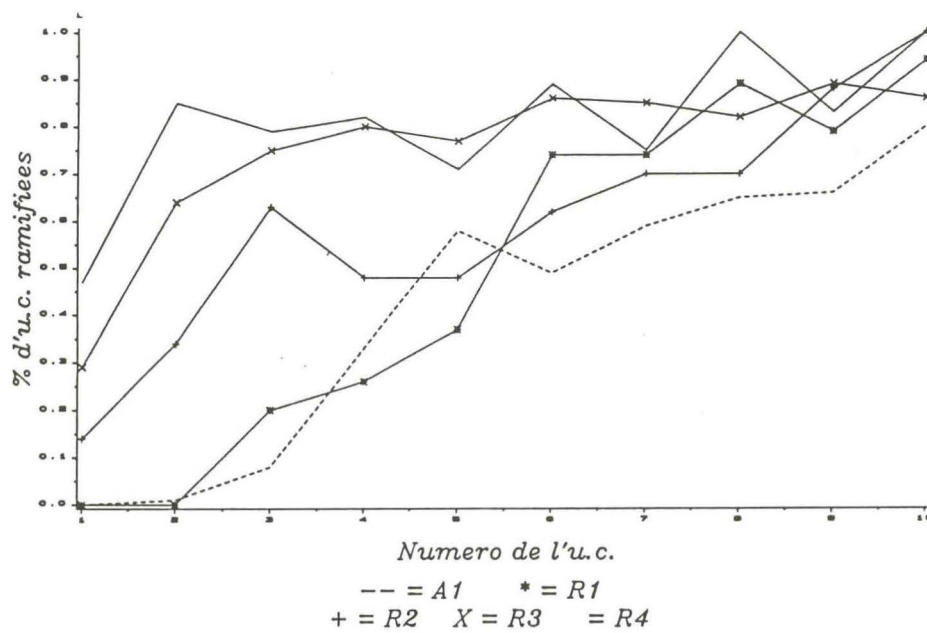
Chez PB235, nous constatons que "l'effet de base", c'est à dire l'augmentation progressive du pourcentage d'u.c. ramifiées, s'estompe avec les réitérations successives. Ainsi sur les rameaux notés R1 (axes d'ordre 1 de complexes réitérés situés sous le point de mortalité des A1), les premiers u.c.

Pourcentage d'u.c. ramifiees

Comparison des complexes reitrees succesifs

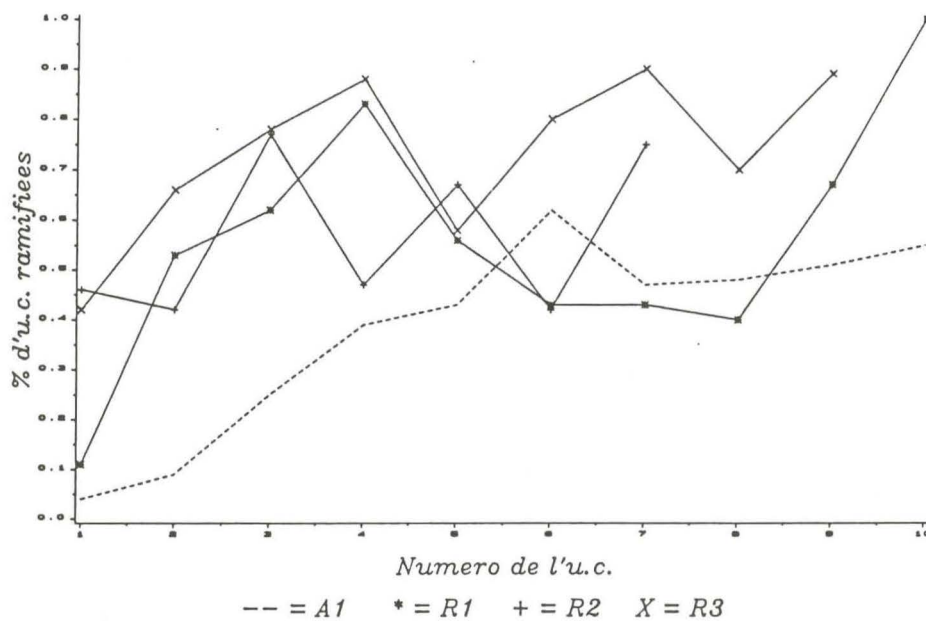
Courbe 32

PB235



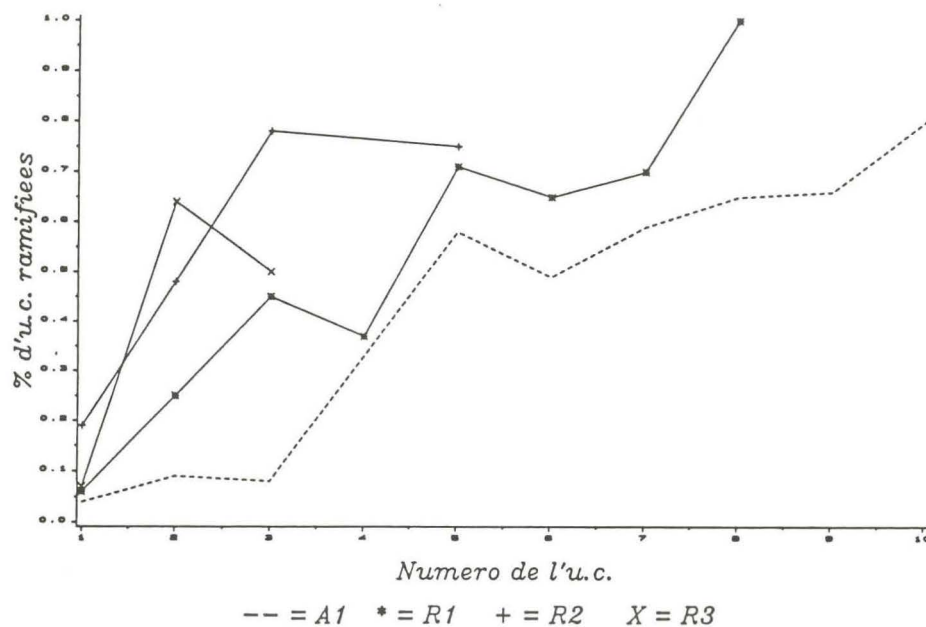
Courbe 33

GT1



Courbe 34

RRIM600



sont plus ramifiées que celles situées au même niveau sur les A1. De même, les R2 sont plus rapidement ramifiés que les R1, et ainsi de suite...

Par contre, à partir de la 6ème u.c. environ, les différentes courbes se rejoignent, atteignant ainsi le même pourcentage d'u.c. ramifiées (voir courbe n°32).

Chez les deux autres clones, une augmentation du pourcentage d'u.c. ramifiées de la base des complexes réitérés successifs est également visible, mais de façon moins nette (voir courbes n°33 et 34).

Chez PB235, nous retrouvons une atténuation de l'effet de base dans le nombre moyen de ramifications par u.c. En effet, les premières u.c. des axes relais successifs comportent plus de ramifications que l'axe 1. Par contre, dès la cinquième u.c., l'axe 1 a un nombre de ramifications par u.c. supérieur, celui des axes relais n'augmentant pas en proportion.

Chez GT1, les résultats concernant le nombre moyen de ramifications par u.c. sont différents, en ce sens que les axes relais apparaissent plus ramifiés que les axes 1, ceci quelle que soit l'u.c. considérée.

Néanmoins, ceci doit être rapproché de l'observation de développements retardés, qui chez GT1, deviennent de plus en plus fréquents, avec le vieillissement de l'arbre. Le nombre moyen de ramifications par u.c. est donc dû à la présence de rameaux de plusieurs "générations" sur les axes relais. N'ayant pas quantifié l'importance de ces développements retardés sur ce type d'axes, nous ne pourrions préciser au delà ces résultats.

* CONCLUSION

La méthodologie mise en oeuvre a permis de caractériser, pour chaque clone étudié, les paramètres du port primaire, l'évolution des potentialités en fonction des ordres de ramification, d'une part, et en fonction des réitérations successives, d'autre part.

Dans la première partie de ce rapport, nous avons souligné les différences qualitatives entre clones, qui peuvent être mises en évidence par simple observation des caractères architecturaux.

La modélisation mise en oeuvre a permis de quantifier ces différences dont il convient à présent de faire un bilan, en fonction de leur importance.

Parmi les caractères étudiés, certains s'avèrent à postériori, peu importants pour distinguer les trois clones pris en compte : c'est le cas de la viabilité des méristèmes terminaux des axes d'ordre 1 dont les valeurs numériques sont très proches.

De même, la différence de fonctionnement des méristèmes du clone PB235, mise en évidence par l'ajustement du nombre d'entre-noeuds par u.c., n'influe pas directement sur le port. Par contre ce résultat peut contribuer à la compréhension de phénomènes plus fondamentaux, lié à la morphogenèse.

Les résultats sur la ramification sont, eux, tout à fait essentiels pour la distinction des clones. Le fait que, PB235 par exemple, ait à la fois, un nombre d'u.c. ramifiées et un nombre moyen de ramifications par u.c. ramifiée, supérieur aux deux autres clones, constitue une bonne quantification des observations qualitatives. Cette quantification permet de restituer visuellement le port primaire de PB235.

De même, les résultats concernant les rapports de rythme et les probabilité d'élongation des axes 2 sont extrêmement importants, tant pour la visualisation du port des arbres que pour la compréhension de la stratégie de croissance propre à chaque clone.

Le clone GT1 se distingue par une probabilité d'élongation des axes d'ordre 2 faible, d'où une variance maximale dans les réalisations du nombre d'u.c. des A2. Ceci conduira à rendre compte de la présence simultanée d'axes 2 relativement courts qui engendrent un port étroit, en fuseau, et d'axes peu nombreux ayant un développement particulièrement important, qui peuvent donner naissance à des complexes réitérés le long du tronc.

A l'opposé PB235 se distingue par une probabilité d'élongation des axes d'ordre 2 proche de 1, ce qui a pour conséquence un important développement de la majorité de ces axes. Le développement des A2 est, chez ce clone, limité par leur viabilité relativement plus faible que chez les autres clones.

Pour l'ensemble des trois clones, le port à l'âge adulte, dépend des résultats obtenus sur la stratégie de réitération. Le nombre moyen de complexes réitérés, soit le long du tronc, soit après la mort du méristème terminal, influe sur la répartition spatiale des rameaux et du feuillage dans la cime. Ces premiers résultats constituent donc une voie de recherche pour la quantification et la simulation de la répartition des masses et des poids à l'intérieur des cimes, dans un but de simulation de la résistance aux vents.

A partir de cette étude, une classification des clones en fonction de leurs caractères architecturaux est envisageable, et serait un outil efficace d'aide à la sélection des jeunes clones. Un premier diagnostic, effectué dès la deuxième année de croissance permettrait de juger des caractères du port primaire, avant installation de la réitération.

Suivant le degré de précision souhaité, des caractères plus ou moins précis, et des échantillons plus ou moins importants pourront être relevés. Néanmoins nous savons d'ores et déjà quelles variables doivent être échantillonnées pour permettre de caractériser un clone étudié.

Un deuxième diagnostic visant à évaluer le comportement de l'arbre adulte peut être fait à 5 ans environ.

Parallèlement, une étude plus poussée, comprenant notamment un suivi de croissance, permettrait de préciser la valeur numérique de la probabilité d'allongement des axes 1, de mettre en évidence une évolution de cette valeur, et donc de trancher entre les différentes hypothèses que nous avons formulées.

Enfin, une voie de recherche intéressante pourrait être axée sur le comportement du système aérien en fonction de la densité de plantation. Il est probable que les probabilités de ramification, ainsi que la durée de vie des axes, notamment les axes d'ordre 2 et suivants, sont sensibles à ce facteur. Une densité optimale, propre à chaque clone, pourrait ainsi être déterminée, en tenant compte éventuellement des possibilités de cultures associées.

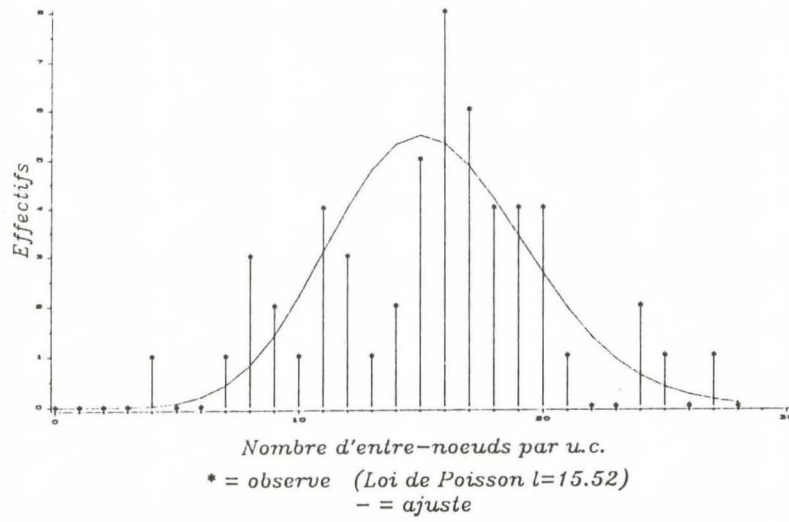
BIBLIOGRAPHIE

- BARTHELEMY D., EDELIN C., HALLE F. 1989 - Architectural concepts for tropical trees. In: Tropical forest. Botanical dynamics, speciation and diversity.
HOLM-NIELSEN, I.C.; BALSLEV, M. eds., pp 89-100,
Academic Press, London.
- COMBE J.C., DU PLESSIX C.J. 1974 - Etude du développement morphogénétique de la couronne de Hévée Brasiliensis (Müll-Arg. Euphorbiacées Crotonoïdées).
Ann. Sci. Forest., 31, (4), 207-228.
- COMPAGNON P. 1986 - Le caoutchouc naturel. Biologie culture production.
Editions G.P. Maisonneuve et Larose. Paris. 595 p.
- COSTES E. 1988 - Analyse architecturale et modélisation du litchi (Litchi sinensis Sonn.) - Contribution à l'étude de son irrégularité de production à l'île de la Réunion.
Th. doct., USTL, 1988, 210 p.
- DABADIE P., DE REFFYE Ph., DINOUARD P. 1988 - Modélisation de la croissance et de l'architecture d'un Bambou (Phyllostachys viridi-glaucens Rivière A. et C.).
2ème Congrès intern. du bambou, Juin 1988, 15 p.
- DE REFFYE Ph. 1976 - Modélisation et simulation de la verse du caféier, à l'aide de la théorie de la résistance des matériaux.
Café Cacao Thé (Paris), Vol. XX, n°4, oct-dec. 1976, p 251-272.

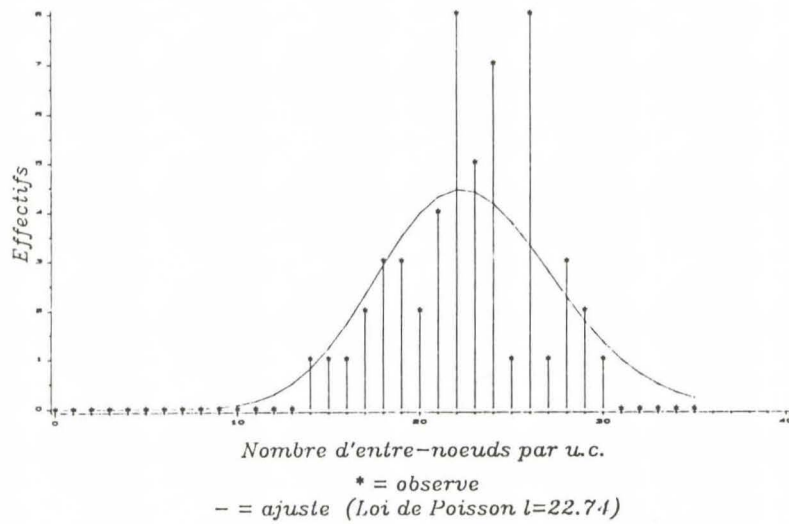
- DE REFFYE Ph. 1979 - Modélisation de l'architecture des arbres par des processus stochastiques. Simulation spatiale des modèles tropicaux sous l'effet de la pesanteur; Application au *Coffea robusta*.
Th. Doct. d'Etat, Univ. Paris Sud, Orsay, 1979, 194 p.
- DE REFFYE Ph. 1981 - Modèle mathématique aléatoire et simulation de la croissance et de l'architecture du Caféier robusta. 1 - Etude du fonctionnement du méristème et de la croissance des axes végétatifs. *Café Cacao Thé*, 25 (2), 1981 : 83-103.
- DE REFFYE Ph. 1981 - Modèle mathématique aléatoire et simulation de la croissance et de l'architecture du Caféier robusta. 2 - Etude de la mortalité des méristèmes plagiotropes. *Café Cacao Thé*, 26 (2), 1981 : 77-96.
- EDELIN C. 1984 - L'architecture monopodiale : l'exemple de quelques arbres d'Asie tropicale.
Thèse de Doctorat d'Etat. U.S.T.L., 1984, 258p.
- HALLE F., MARTIN 1968 - Etude de la croissance rythmique chez l'hévea (*Hevea brasiliensis*, Müll-Arg. Euphorbiacées-Crotonoïdées). *Adansonia Ser.*, 2, 8, 475-503.
- HOFMAN J.P. 1981 - Recherche de critères de sélection pour la résistance à la casse au vent chez *Hévéa Brailiensis* : Etude morphogénétique de la couronne et modèle de simulation de la croissance.
Thèse de 3ème cycle. Univ. de Paris Sud. 1981, 224 p. + annexes.
- RIVALS P. 1965 - Essai sur la croissance des arbres et sur leurs systèmes de floraison.
J.A.T.B.A., XII (12), Dec. 1965 : 655-686, XII (1-2-3), Janv_Mars 1966: 91-122, XIV, Janv-Fev 1967 : 67-102.

ANNEXE 1

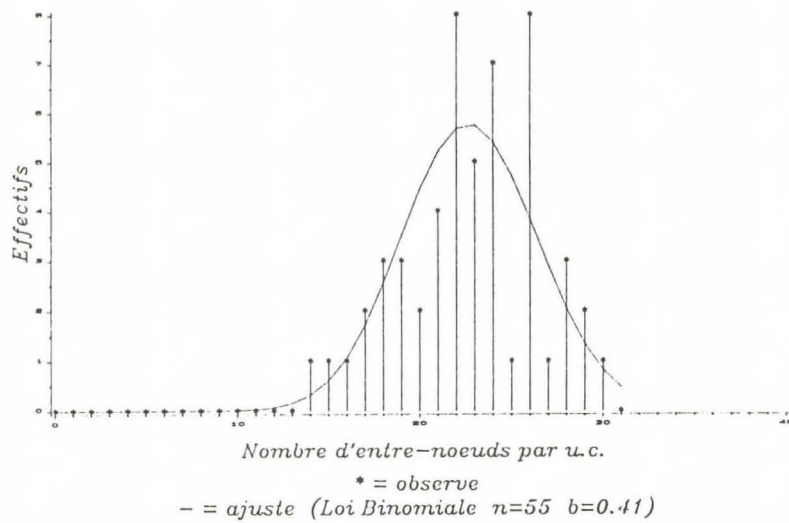
PB 235 - Axes 1
1ere unite de croissance



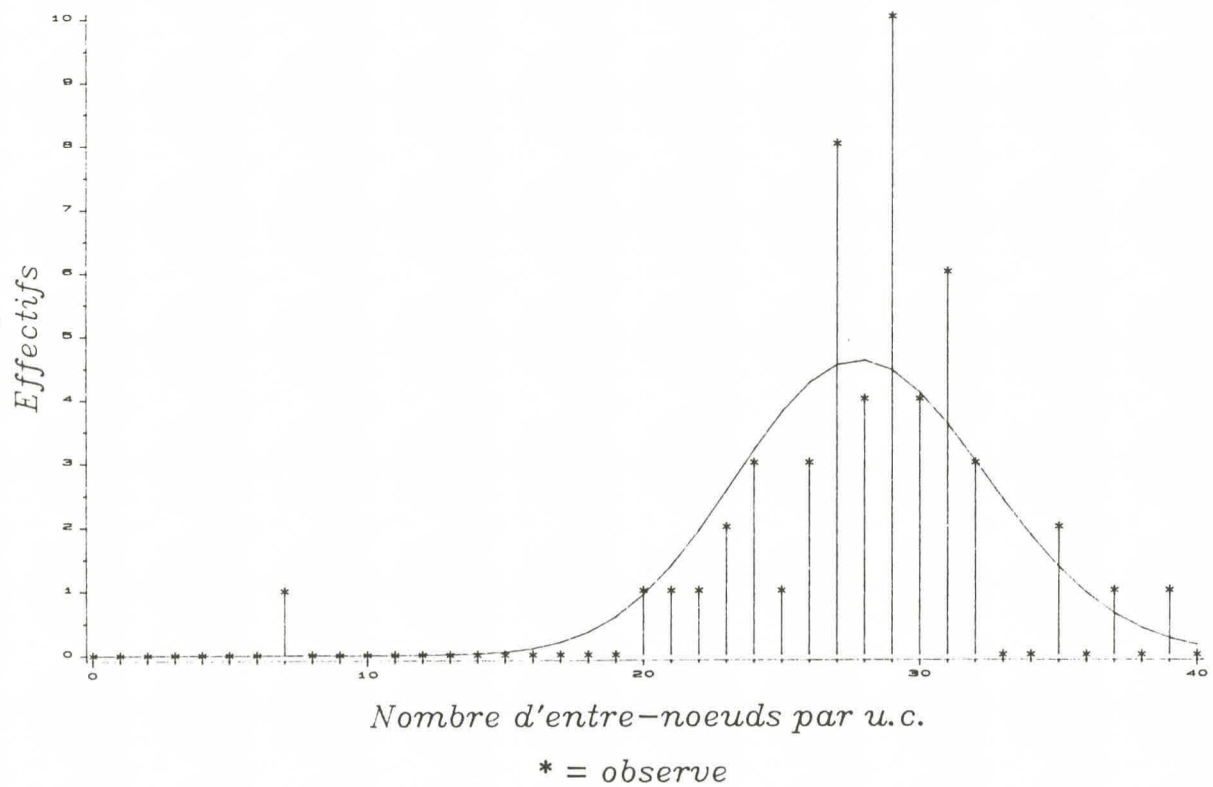
PB 235 - Axes 1
2eme unite de croissance



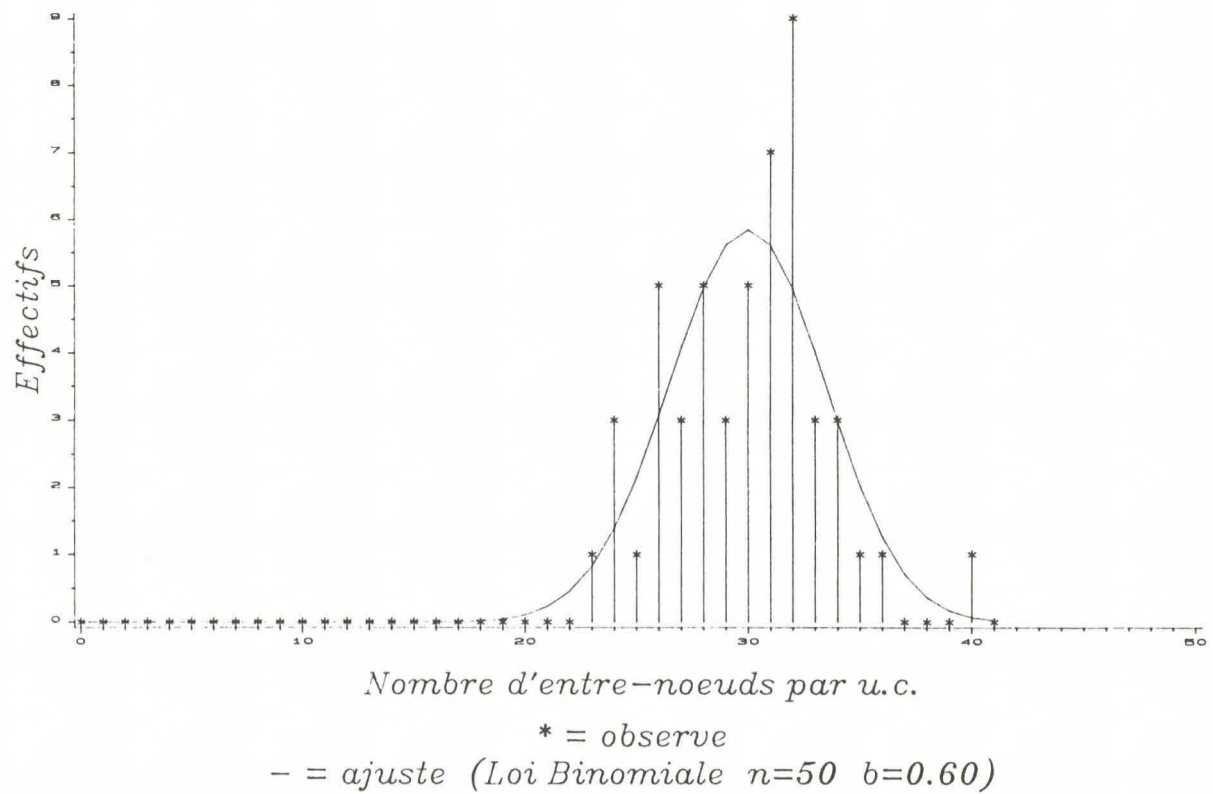
PB 235 - Axes 1
2eme unite de croissance



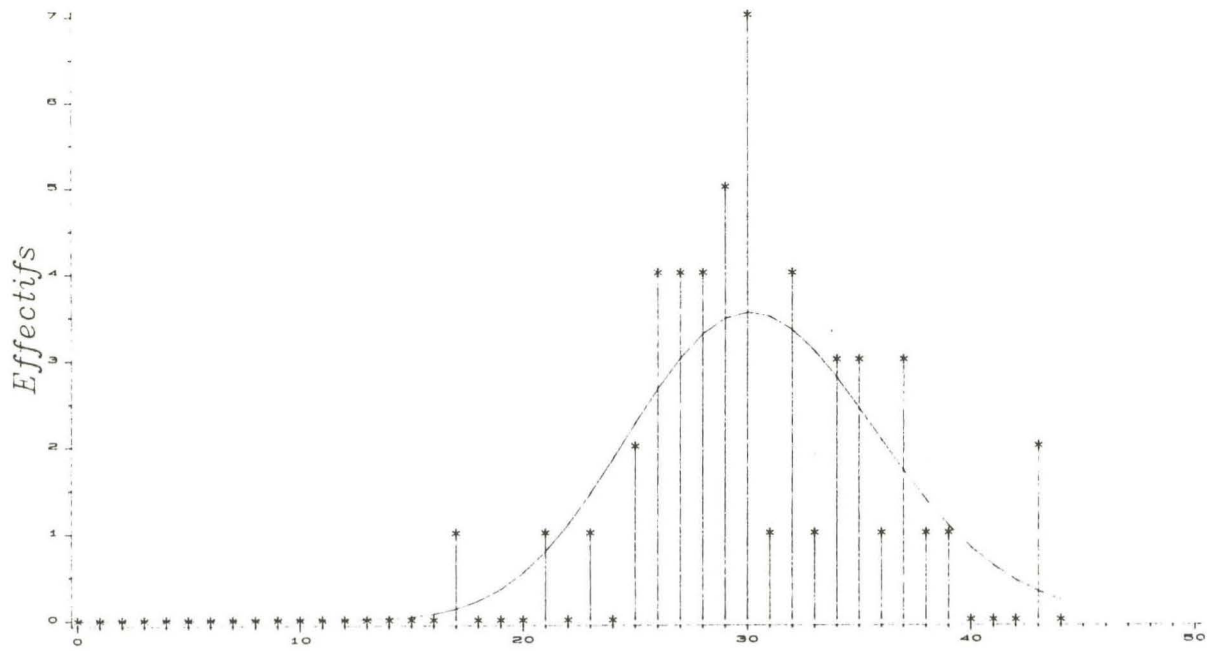
PB 235 - Axes 1
3eme unite de croissance



PB 235 - Axes 1
4eme unite de croissance



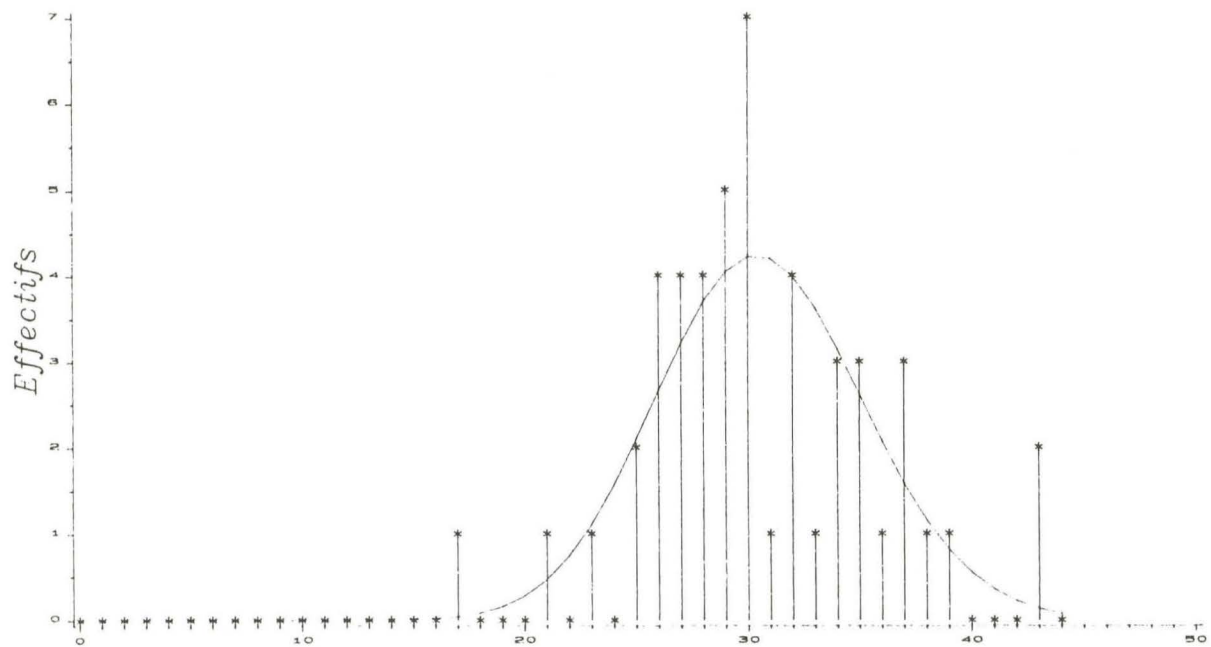
PB 235 - Axes 1
Seme unite de croissance



Nombre d'entre-noeuds par u.c.

* = observe
- = ajuste (Loi de Poisson $\lambda=30.59$)

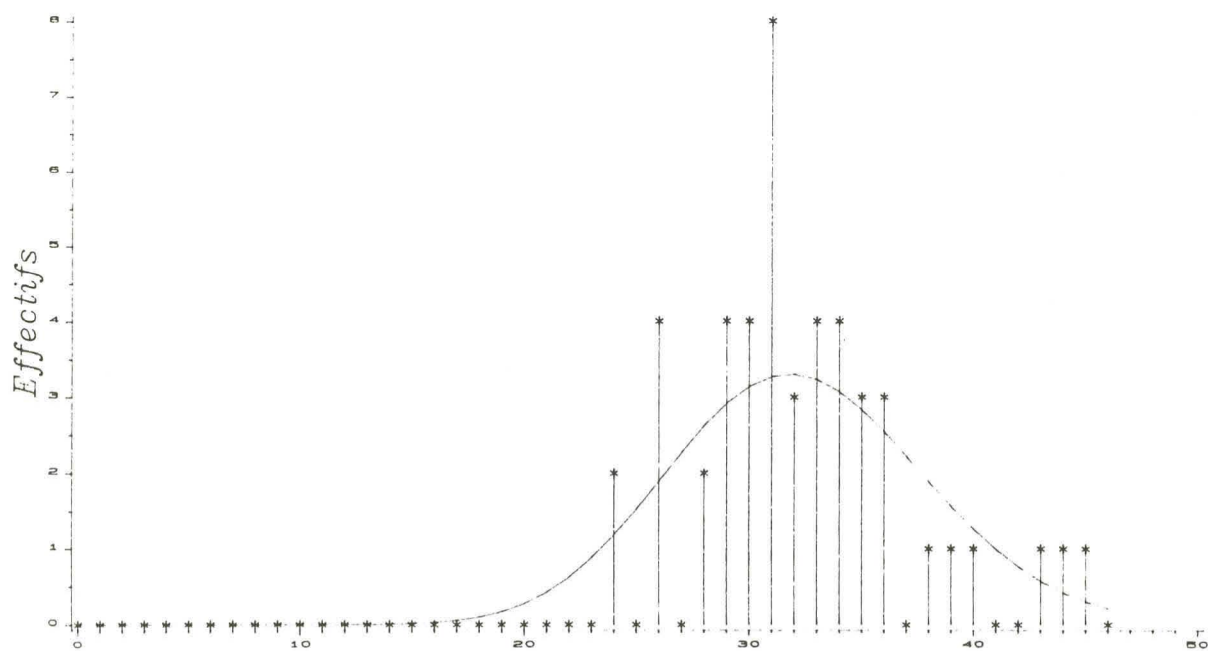
PB 235 - Axes 1
Seme unite de croissance



Nombre d'entre-noeuds par u.c.

* = observe
- = ajuste (Loi Binomiale $n=100$ $b=0.31$)

PB 235 -- Axes 1
6eme unite de croissance

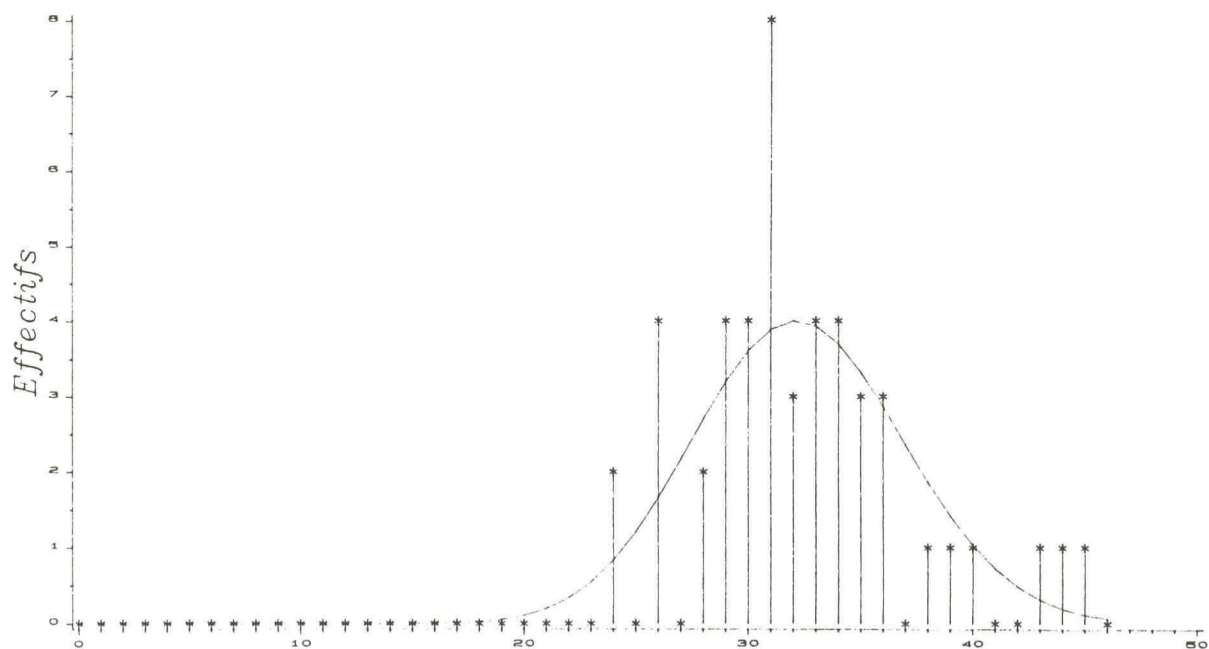


Nombre d'entre-noeuds par u.c.

* = observe

- = ajuste (Loi de Poisson $\lambda=32.30$)

PB 235 -- Axes 1
6eme unite de croissance

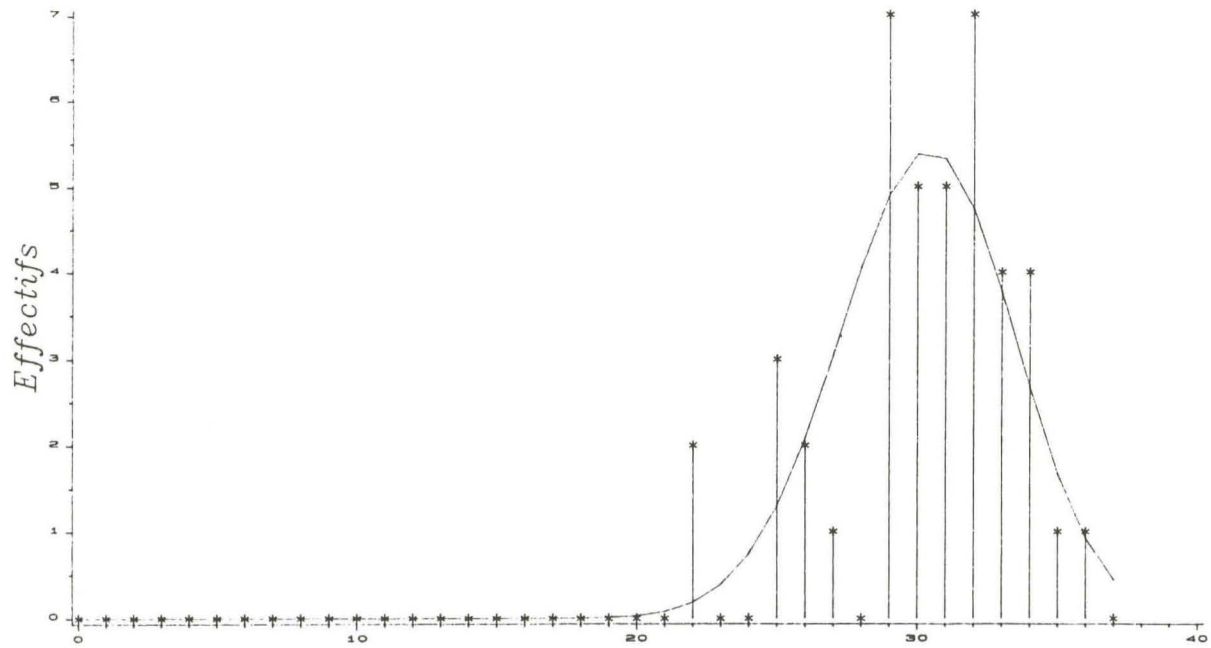


Nombre d'entre-noeuds par u.c.

* = observe

- = ajuste (Loi Binomiale $n=100$ $b=0.32$)

PB 235 - Axes 1
8eme unite de croissance

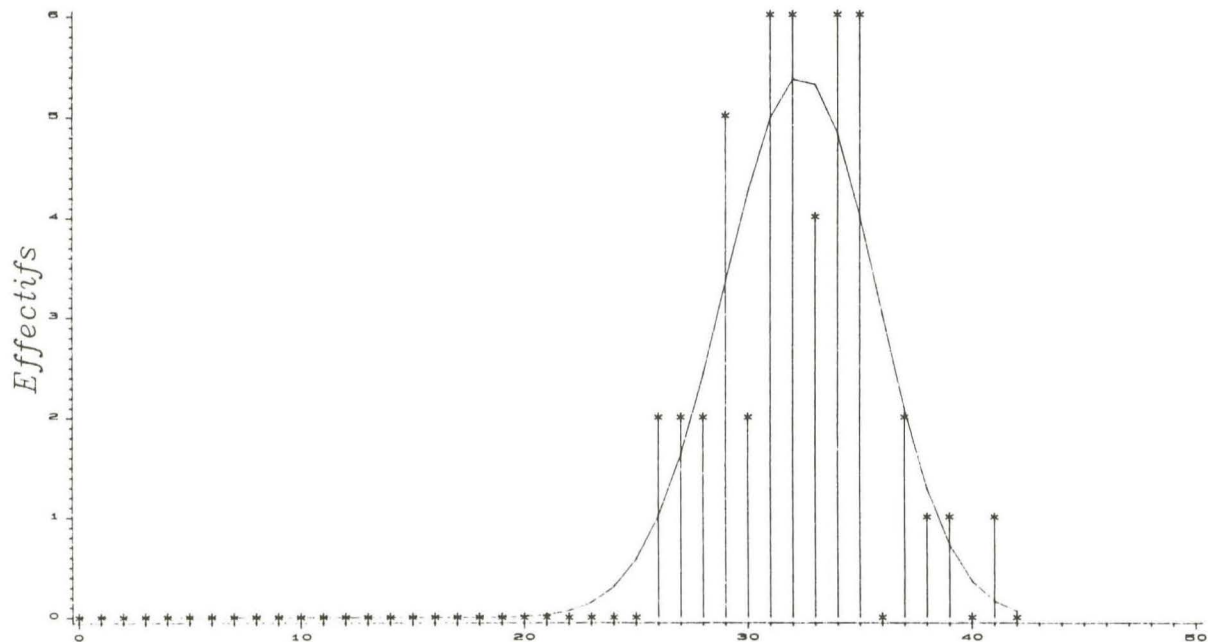


Nombre d'entre-noeuds par u.c.

* = observe

- = ajuste (Loi Binomiale $n=44$ $b=0.69$)

PB 235 - Axes 1
7eme unite de croissance

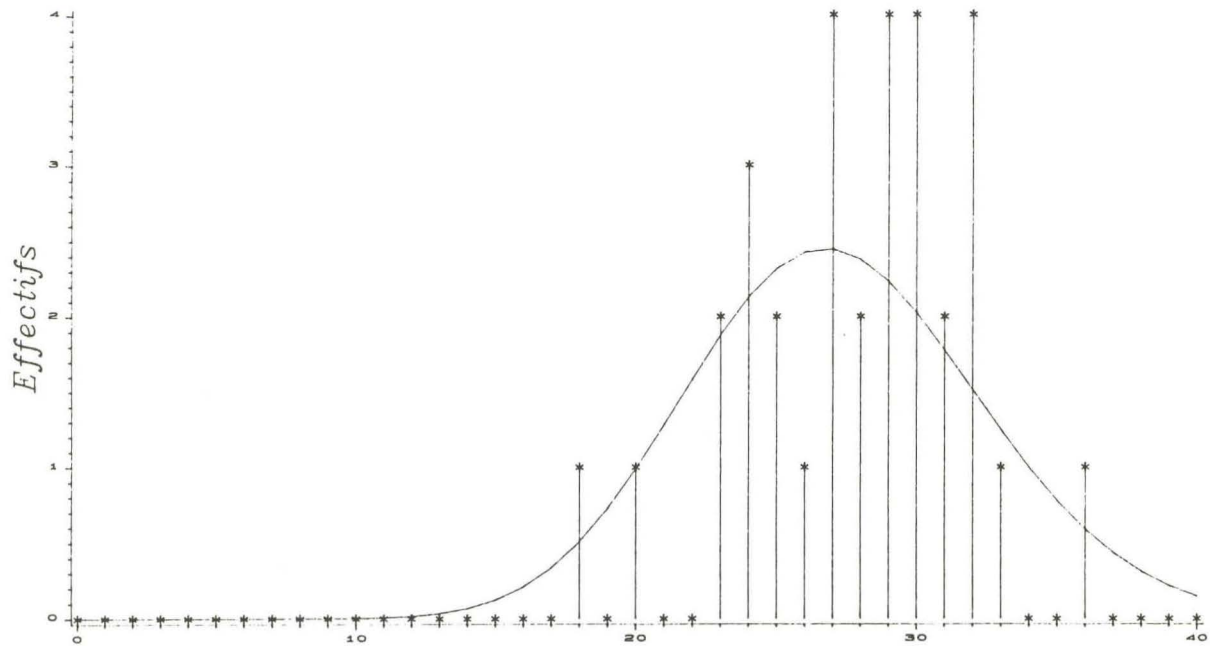


Nombre d'entre-noeuds par u.c.

* = observe

- = ajuste (Loi Binomiale $n=50$ $b=0.64$)

PB 235 - Axes 1
9eme unite de croissance

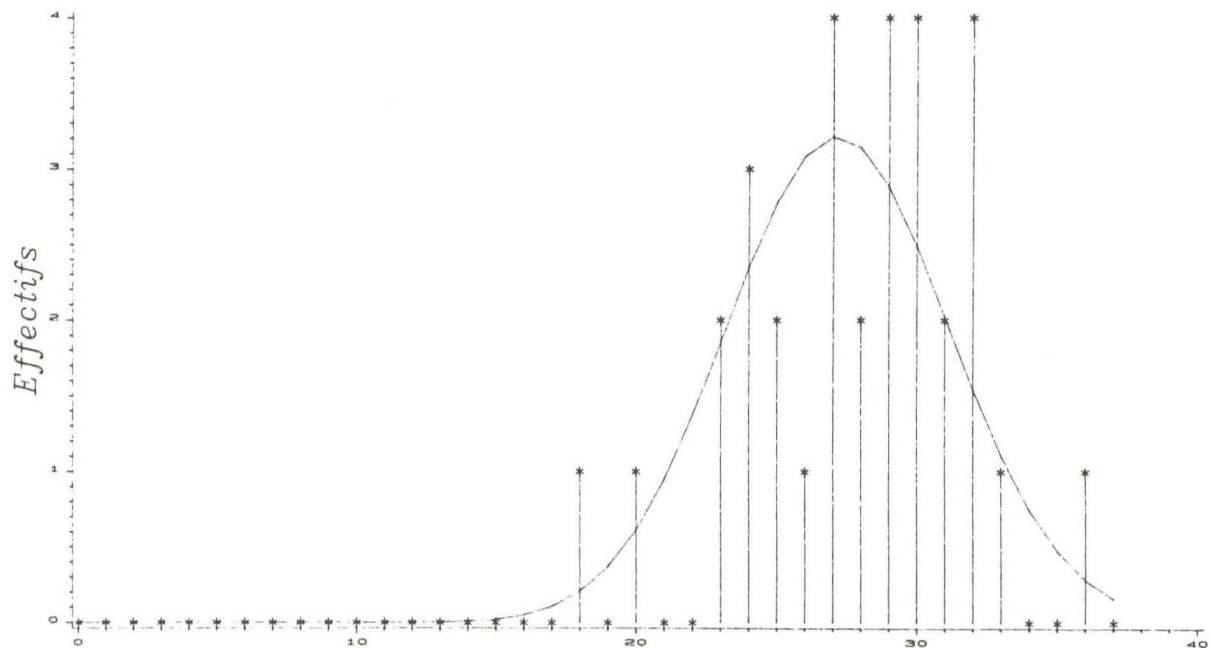


Nombre d'entre-noeuds par u.c.

* = observe

- = ajuste (Loi de Poisson $\lambda=27.22$)

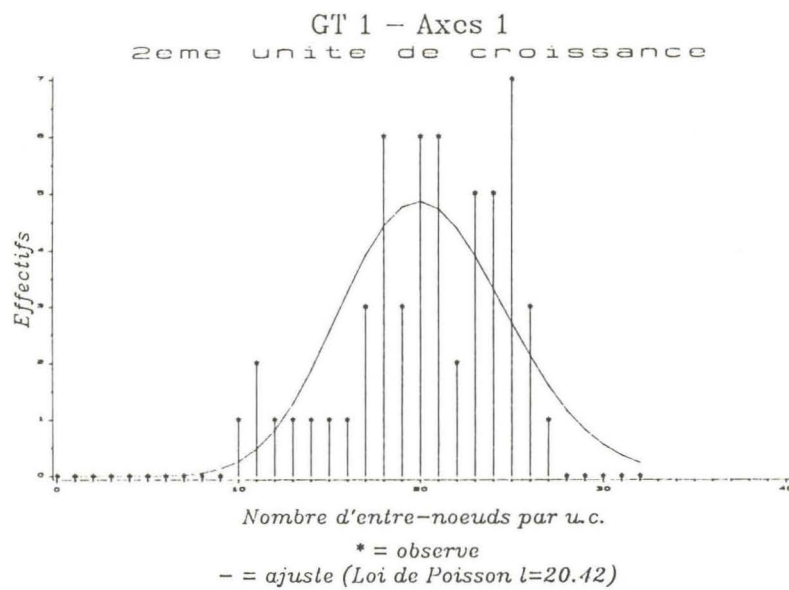
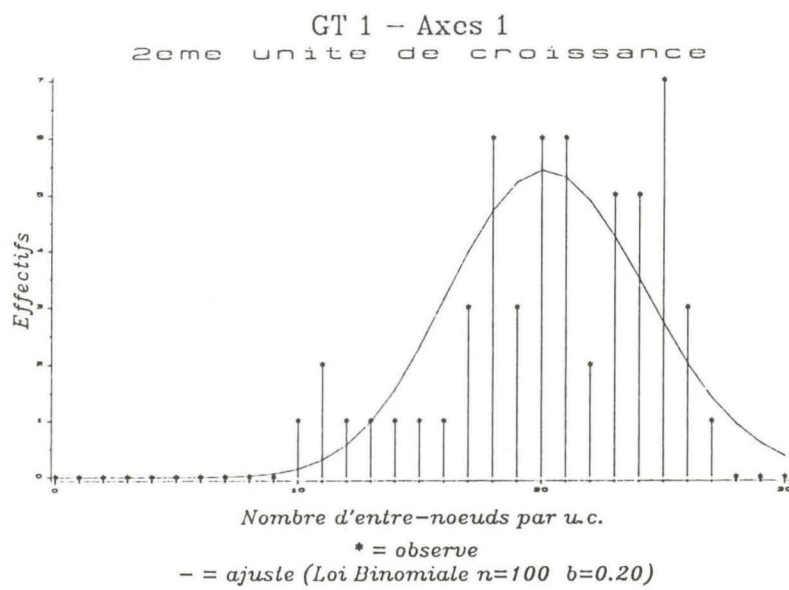
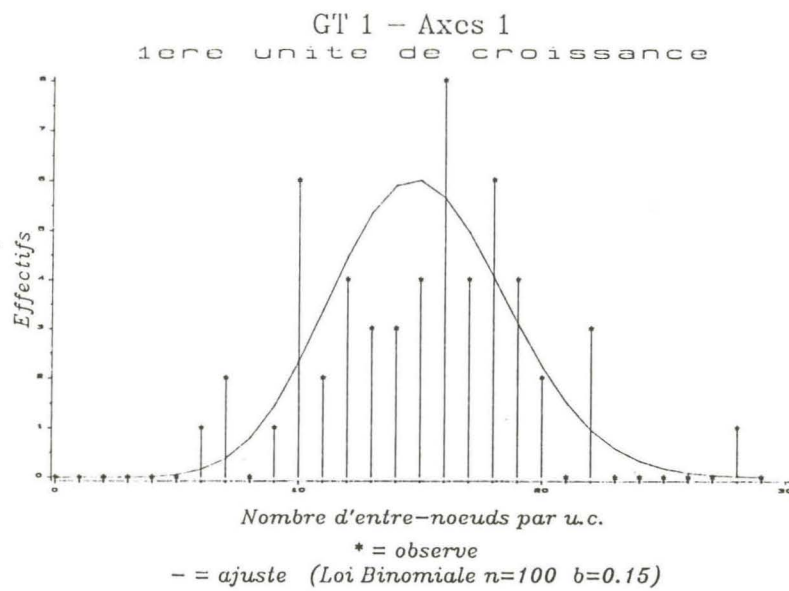
PB 235 - Axes 1
9eme unite de croissance



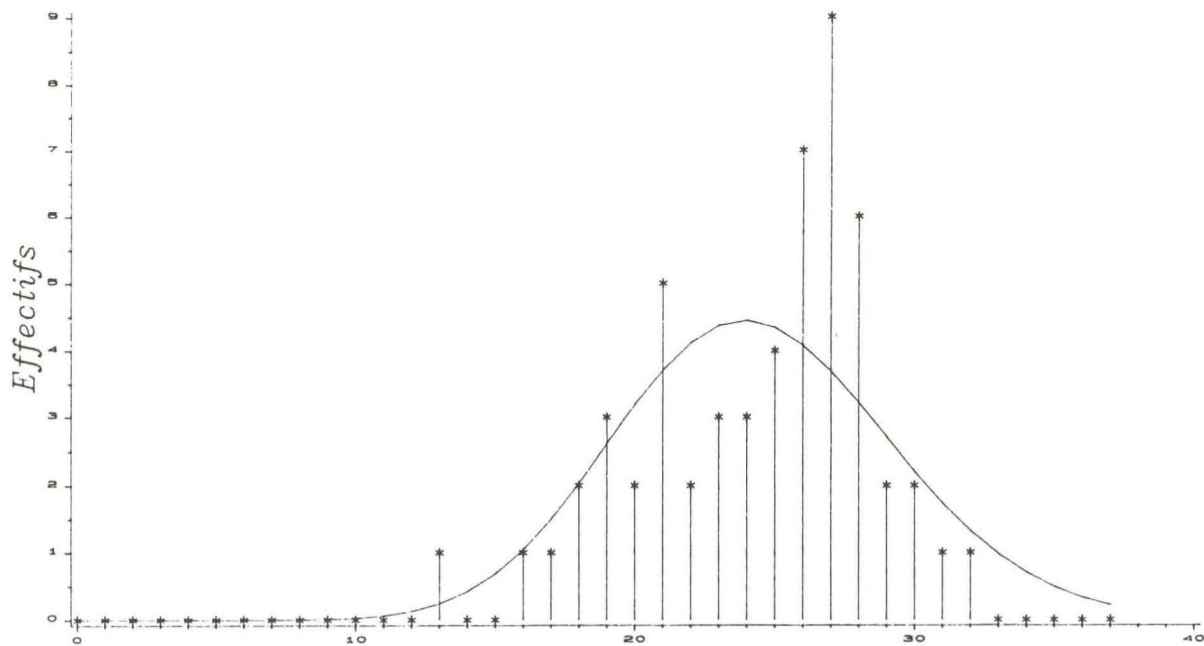
Nombre d'entre-noeuds par u.c.

* = observe

- = ajuste (Loi Binomiale $n=64$ $b=0.43$)

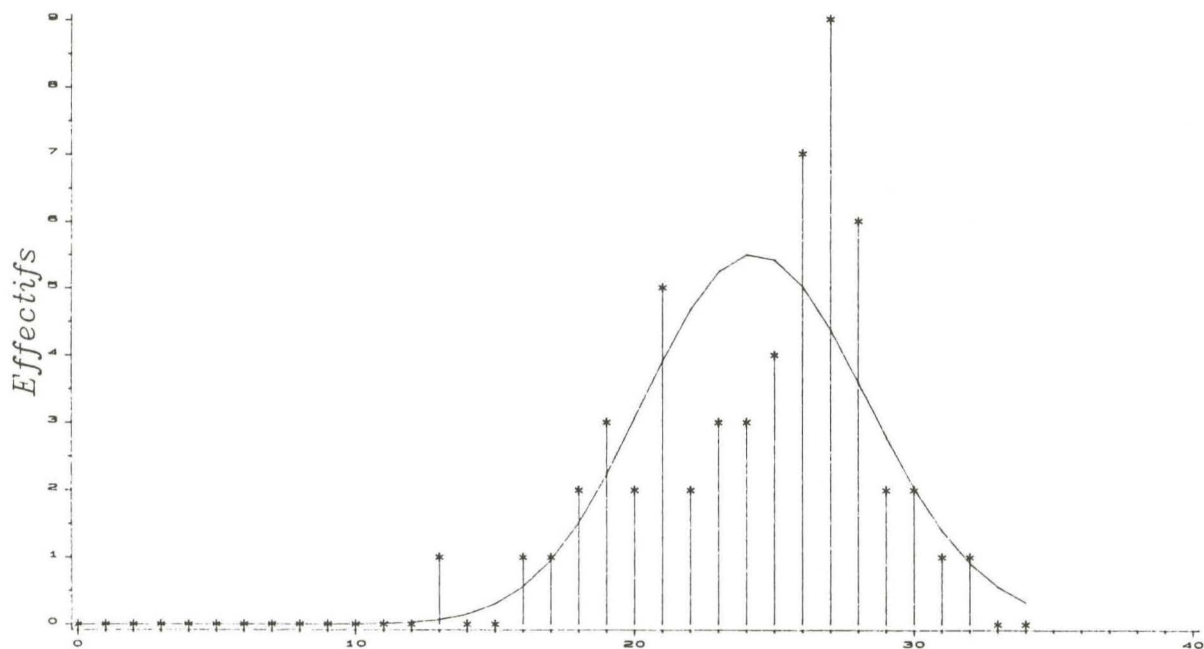


GT 1 - Axes 1
3eme unite de croissance



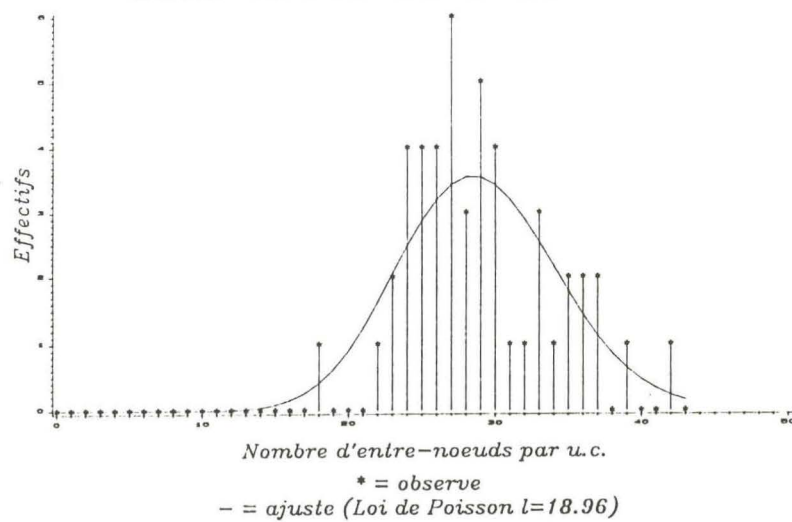
* = observe
- = ajuste (Loi de Poisson $\lambda=24.42$)

GT 1 - Axes 1
3eme unite de croissance

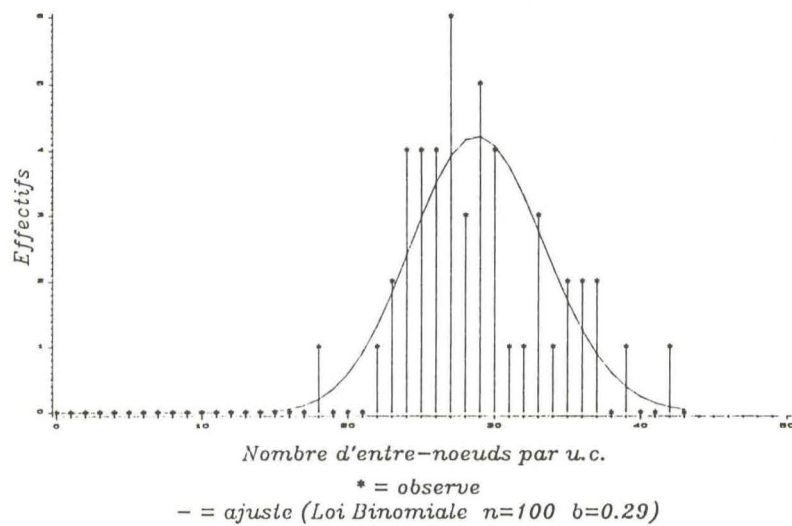


* = observe
- = ajuste (Loi Binomiale $n=69$ $b=0.35$)

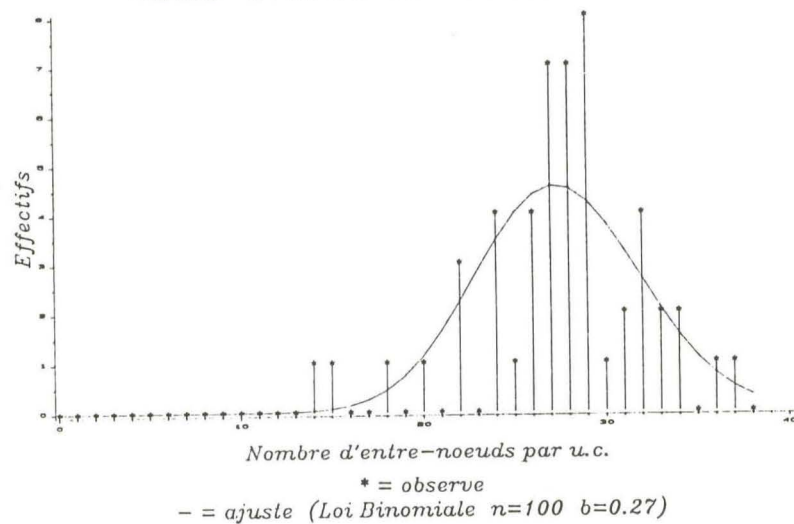
GT 1 - Axes 1
5eme unite de croissance



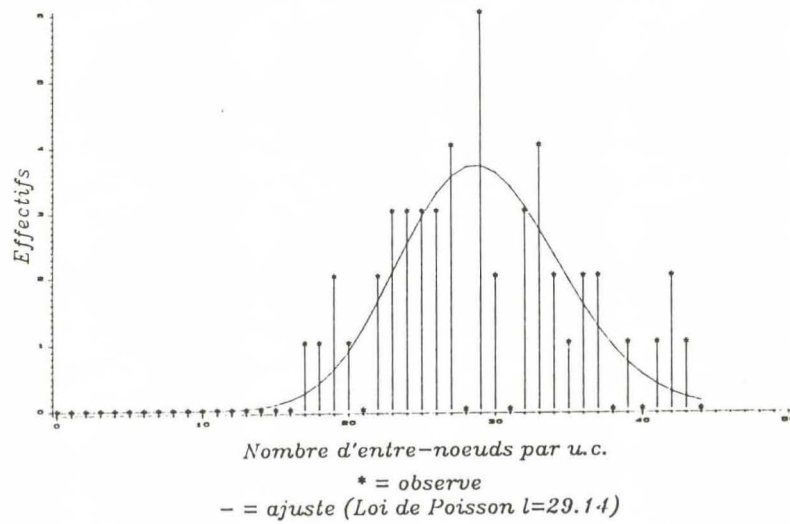
GT 1 - Axes 1
5eme unite de croissance



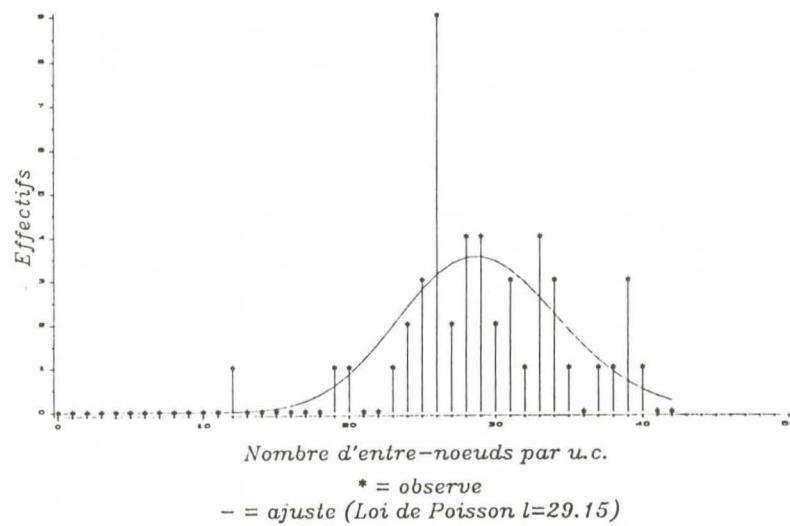
GT 1 - Axes 1
4eme unite de croissance



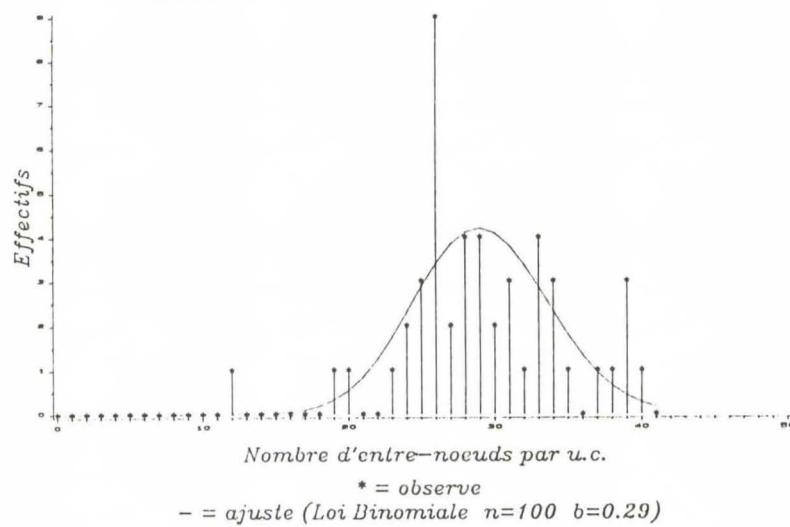
GT 1 - Axes 1
6eme unite de croissance



GT 1 - Axes 1
7eme unite de croissance

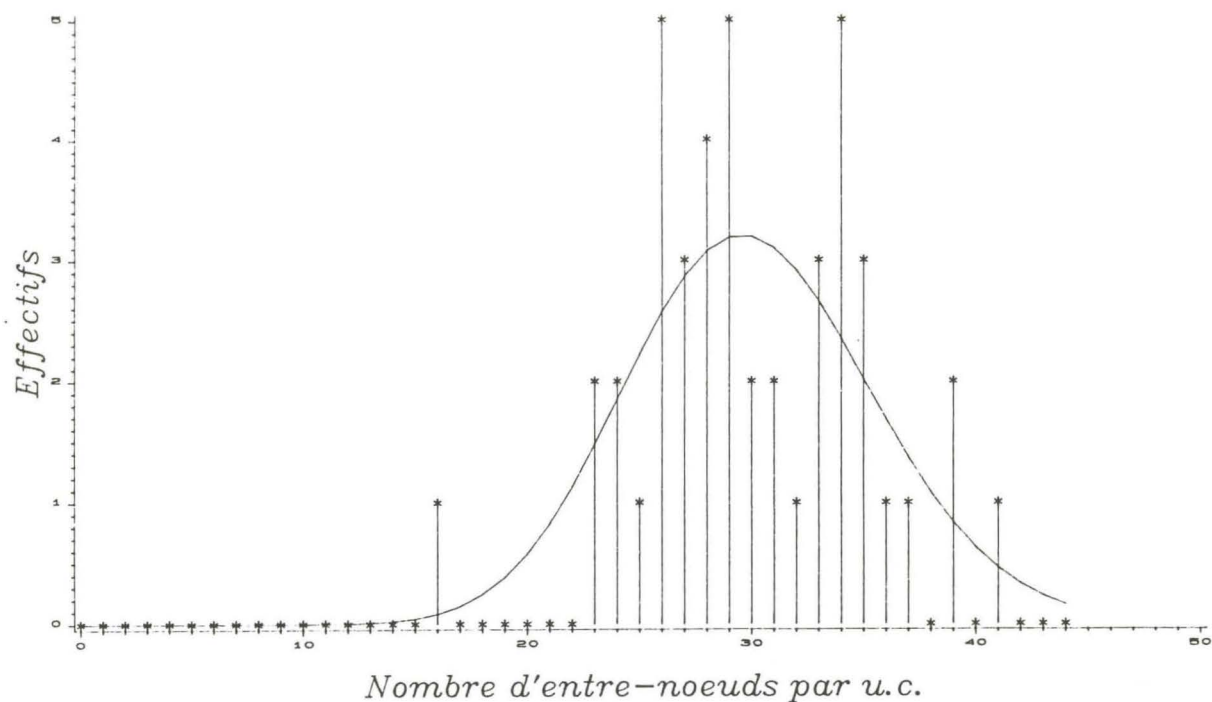


GT 1 - Axes 1
7eme unite de croissance



GT 1 - Axes 1

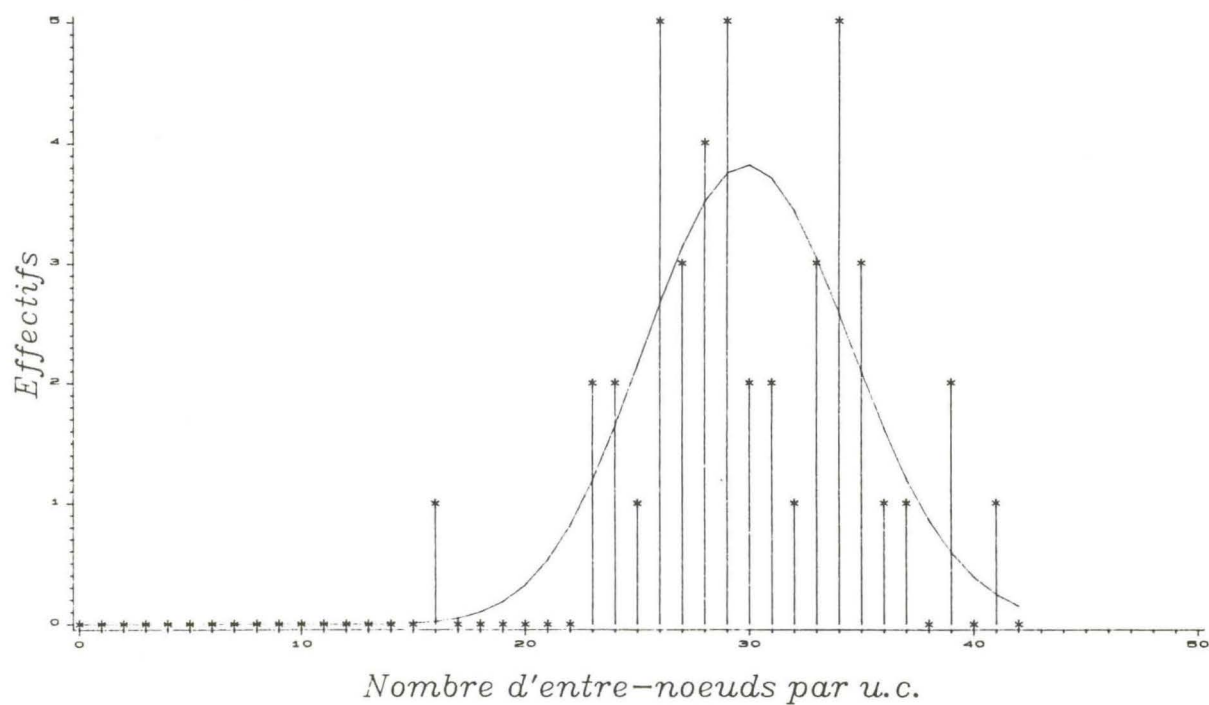
8eme unite de croissance



* = observe
 - = ajuste (Loi de Poisson $\lambda=30.07$)

GT 1 - Axes 1

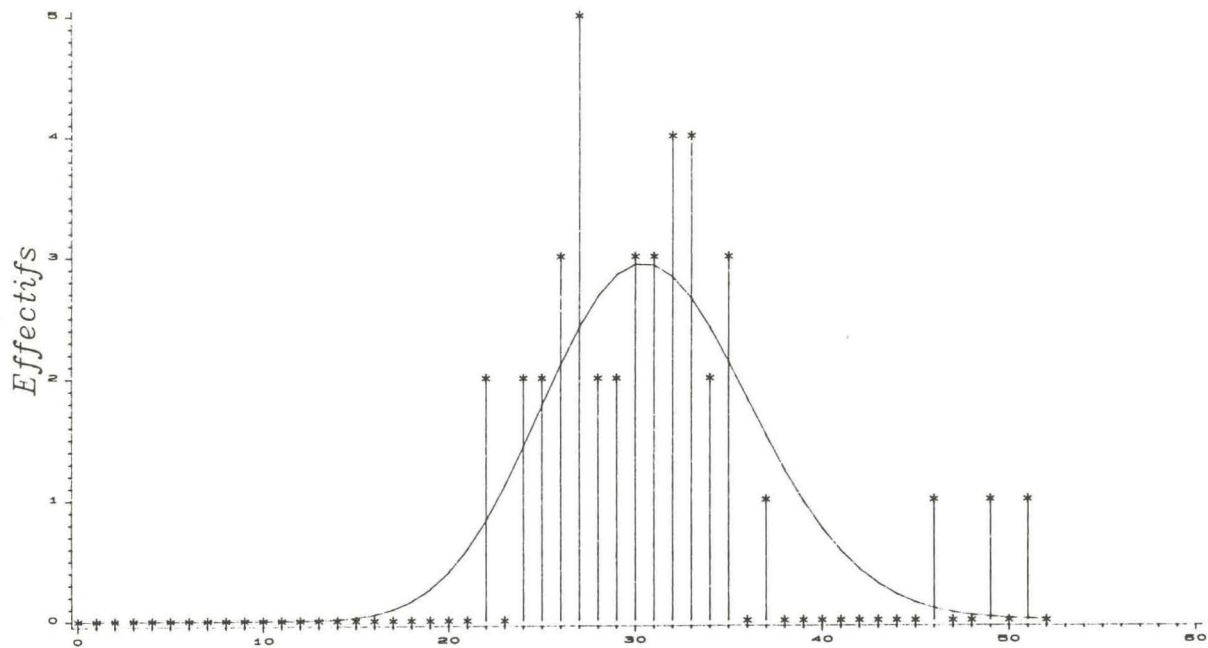
8eme unite de croissance



* = observe
 - = ajuste (Loi Binomiale $n=100$ $b=0.30$)

GT 1 - Axes 1

9eme unite de croissance



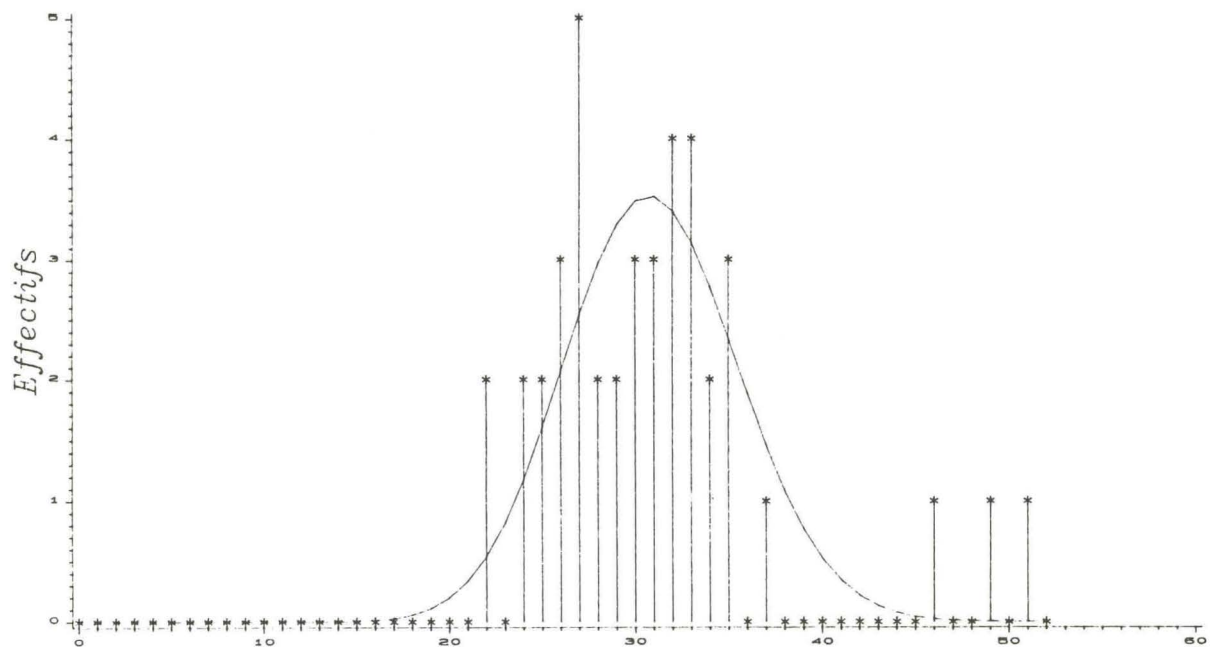
Nombre d'entre-noeuds par u.c.

* = observe

- = ajuste (Loi de Poisson $l=30.93$)

GT 1 - Axes 1

9eme unite de croissance

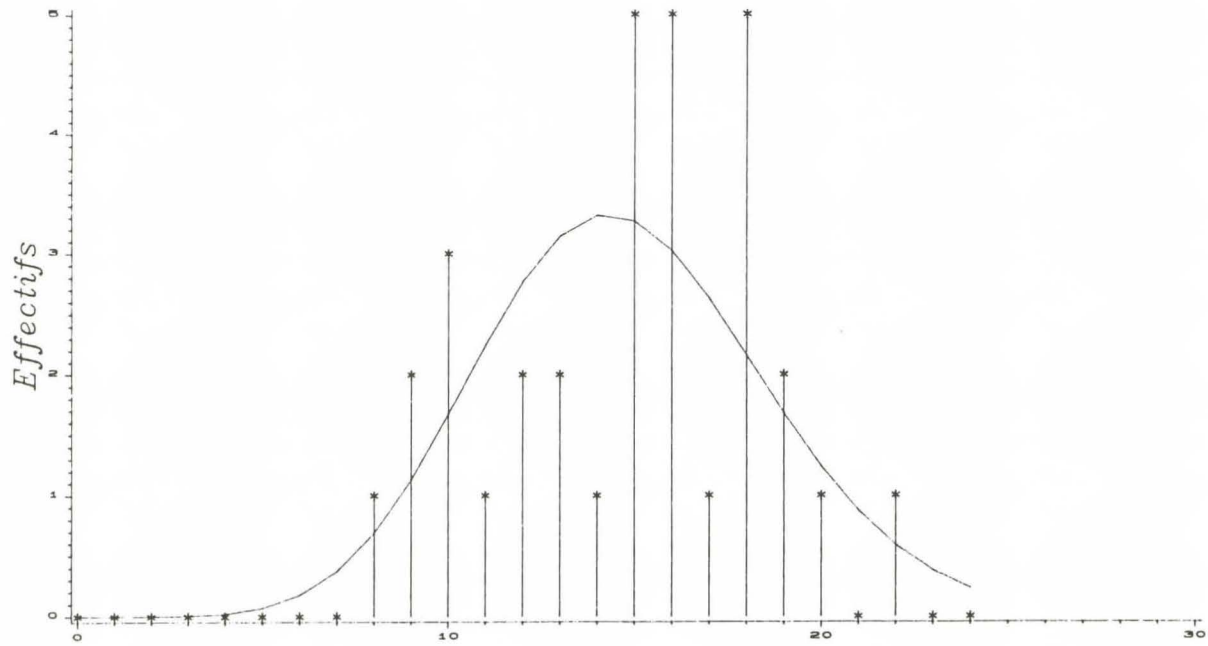


Nombre d'entre-noeuds par u.c.

* = observe

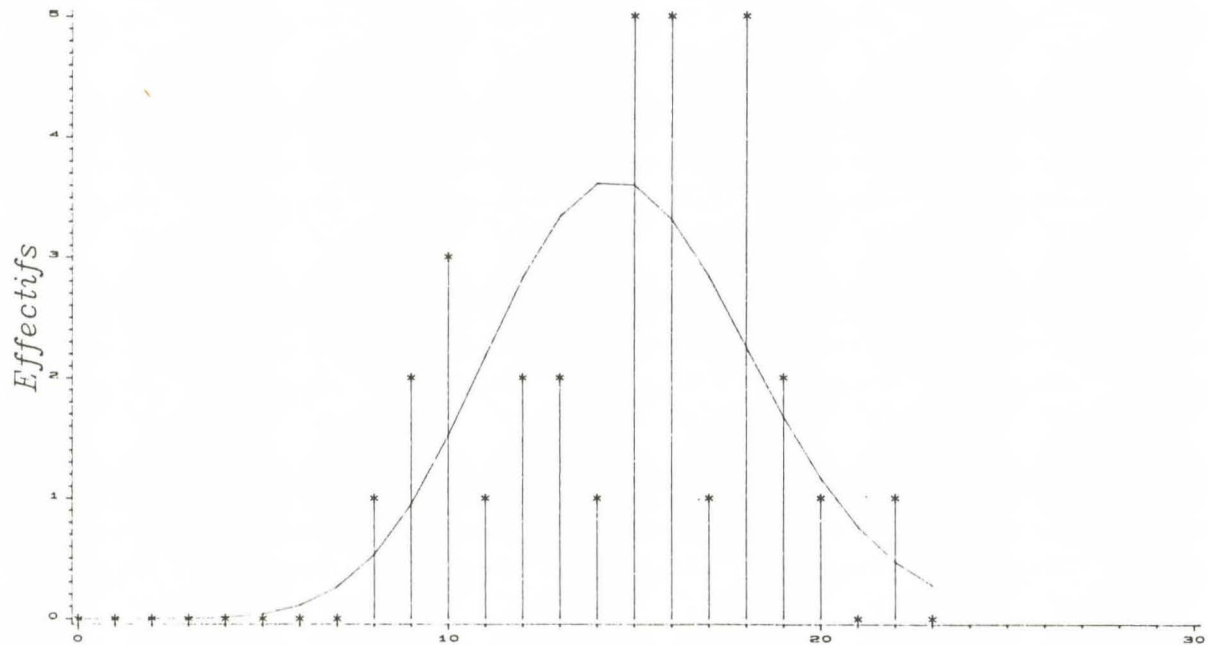
- = ajuste (Loi Binomiale $n=100$ $b=0.31$)

RRIM 600 – Axes 1
1ere unite de croissance



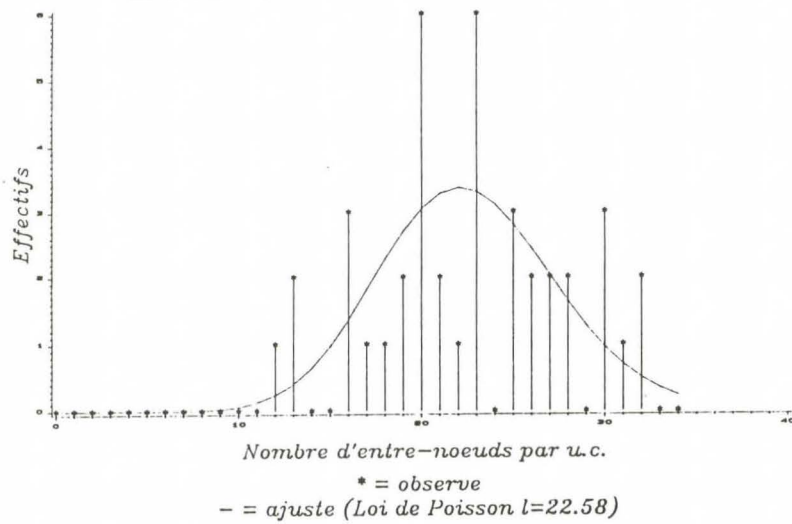
Nombre d'entre-noeuds par u.c.
* = observe
- = ajuste (Loi de Poisson $l=14.78$)

RRIM 600 – Axes 1
1ere unite de croissance

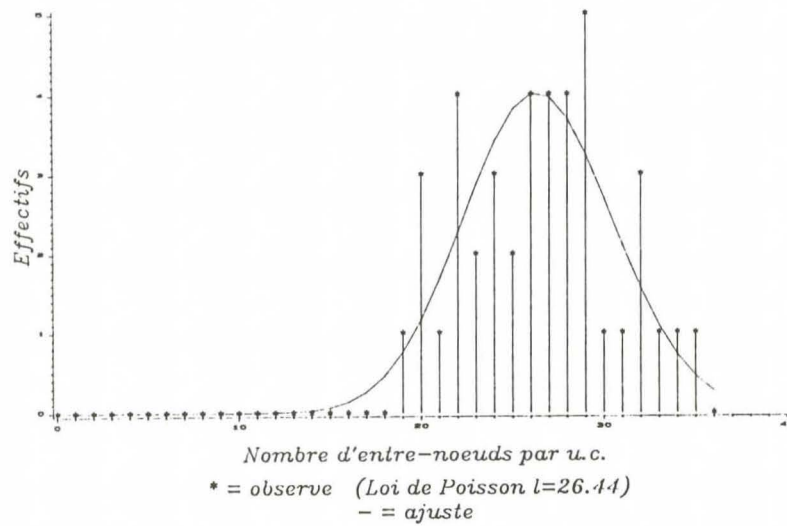


Nombre d'entre-noeuds par u.c.
* = observe
- = ajuste (Loi Binomiale $n=86$ $b=0.17$)

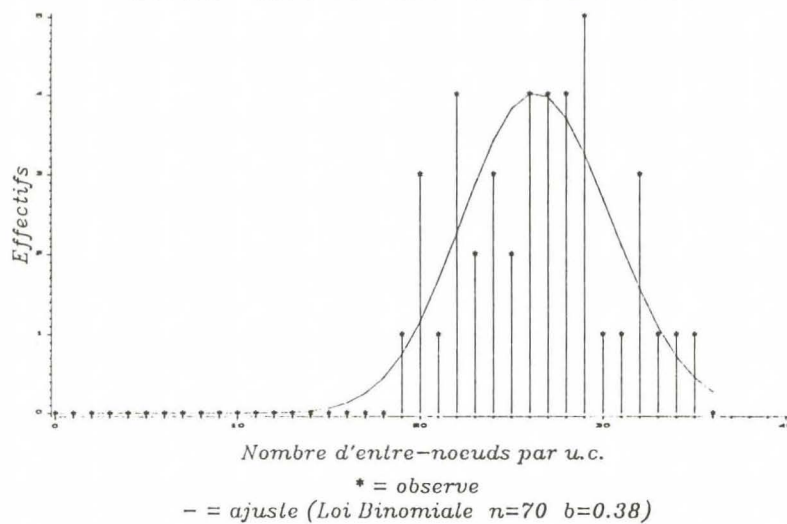
RRIM 600 - Axes 1
2eme unite de croissance



RRIM 600 - Axes 1
3eme unite de croissance

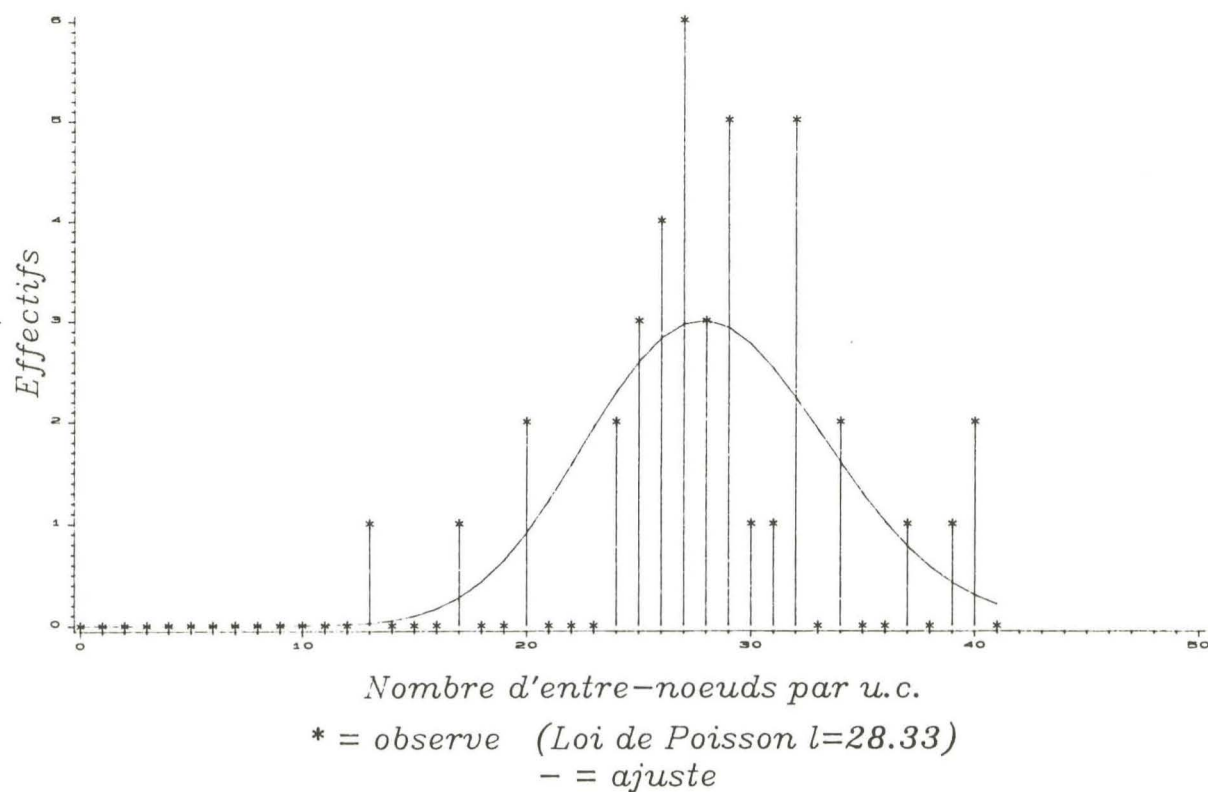


RRIM 600 - Axes 1
3eme unite de croissance



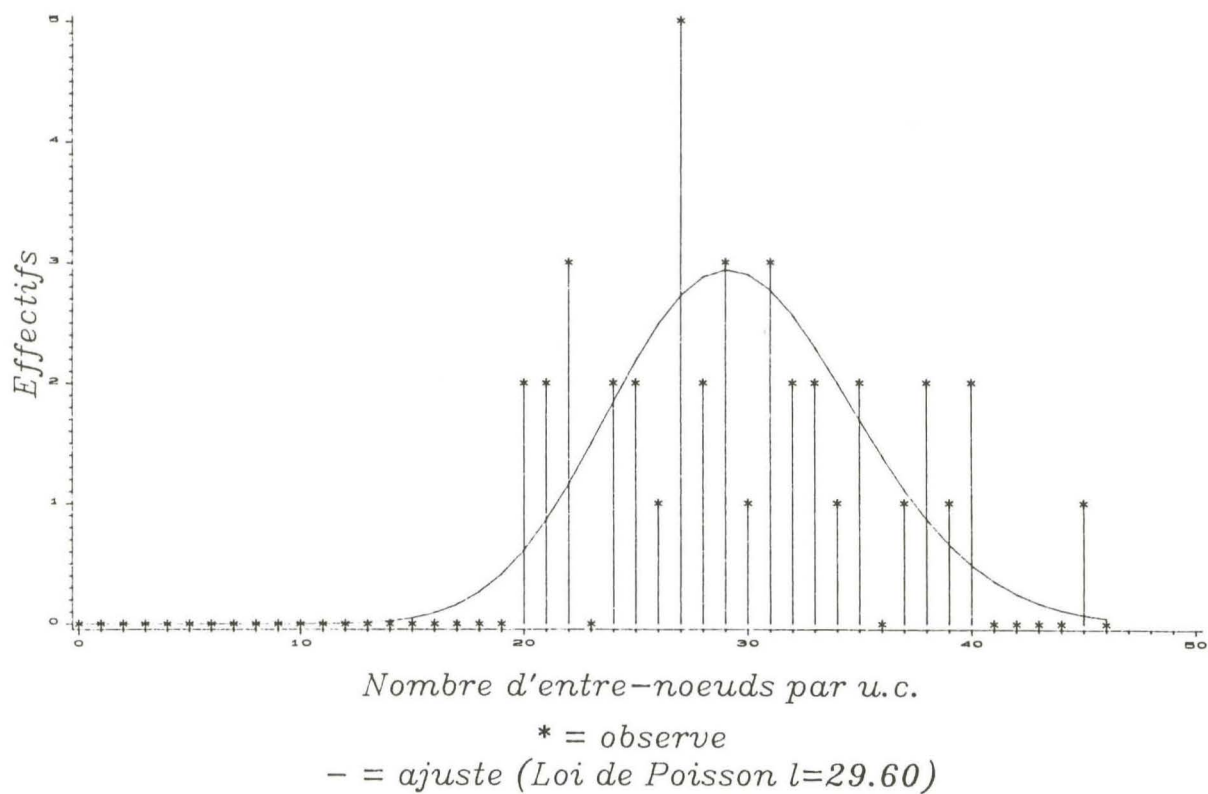
RRIM 600 – Axes 1

4eme unite de croissance

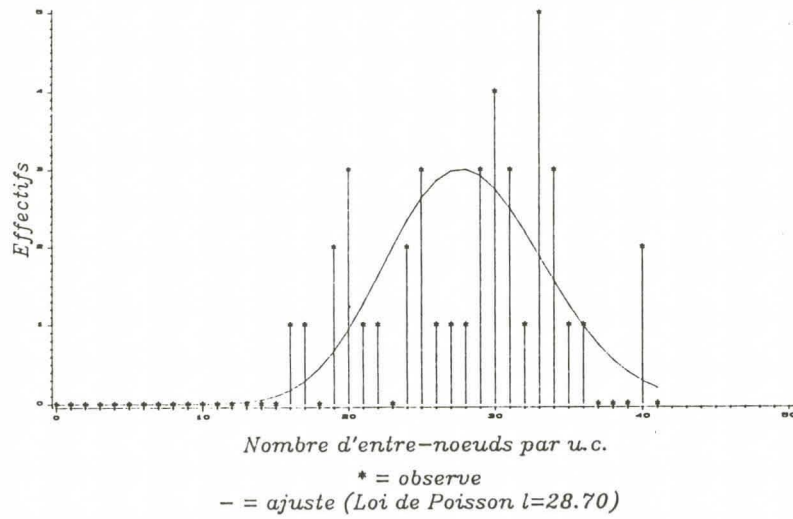


RRIM 600 – Axes 1

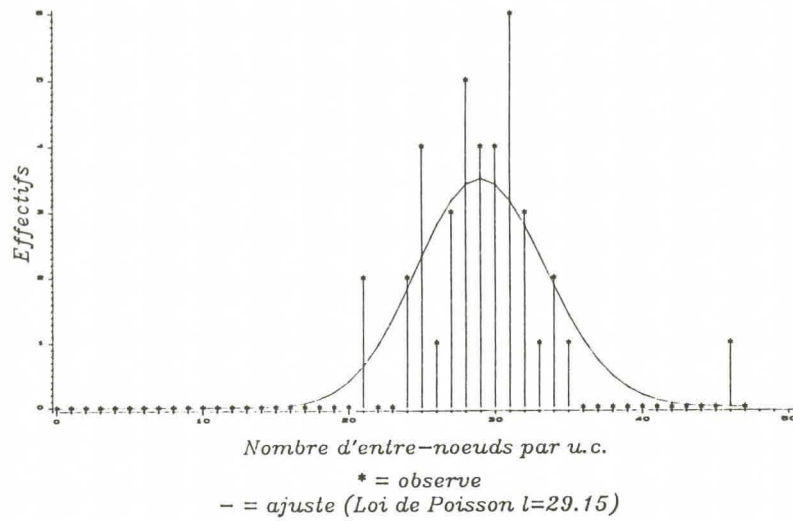
5eme unite de croissance



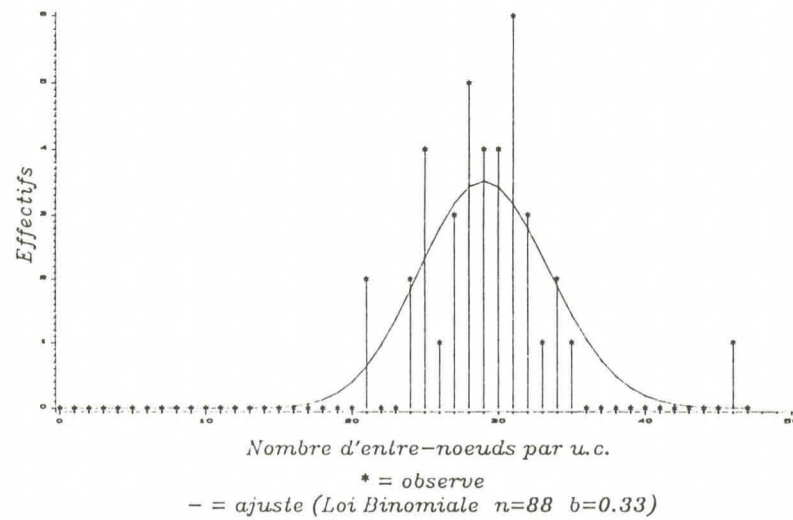
RRIM 600 - Axes 1
6eme unite de croissance



RRIM 600 - Axes 1
7eme unite de croissance

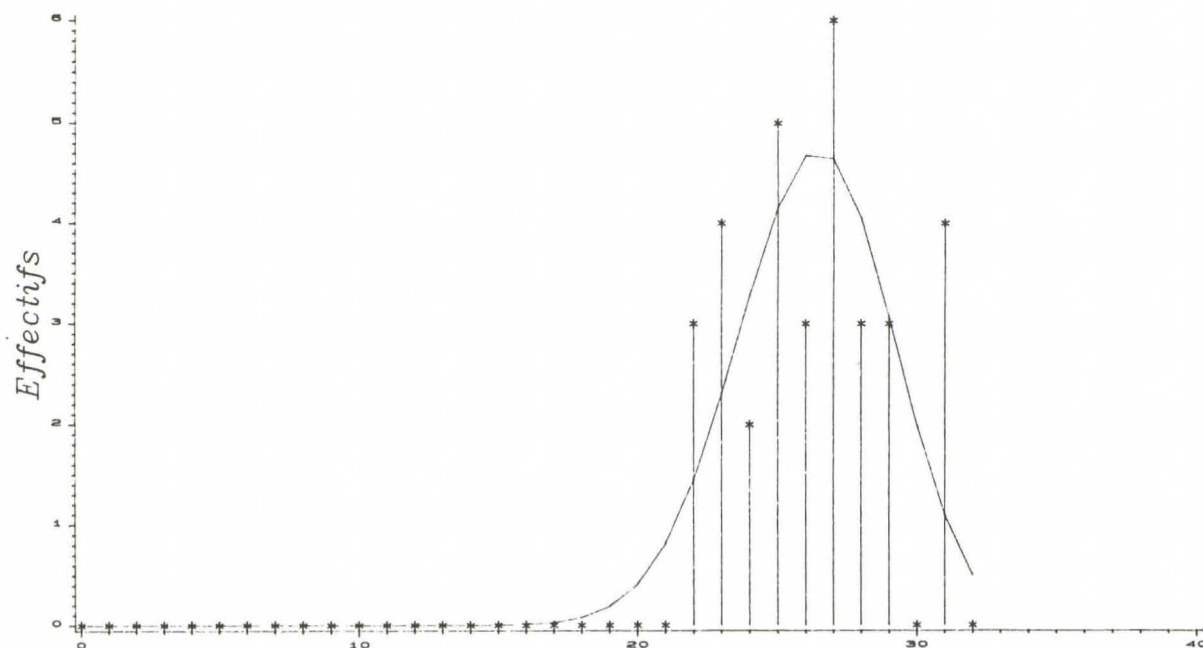


RRIM 600 - Axes 1
7eme unite de croissance



RRIM 600 - Axes 1

8eme unite de croissance



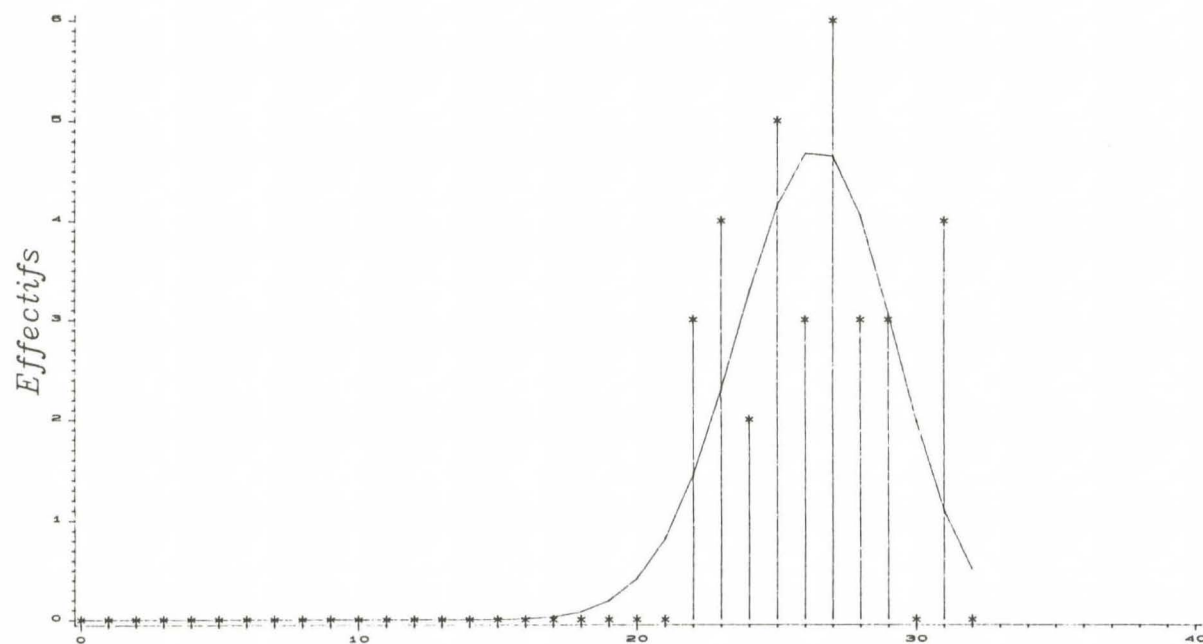
Nombre d'entre-noeuds par u.c.

* = observe

- = ajuste (Loi de Poisson $\lambda=26.24$)

RRIM 600 - Axes 1

8eme unite de croissance



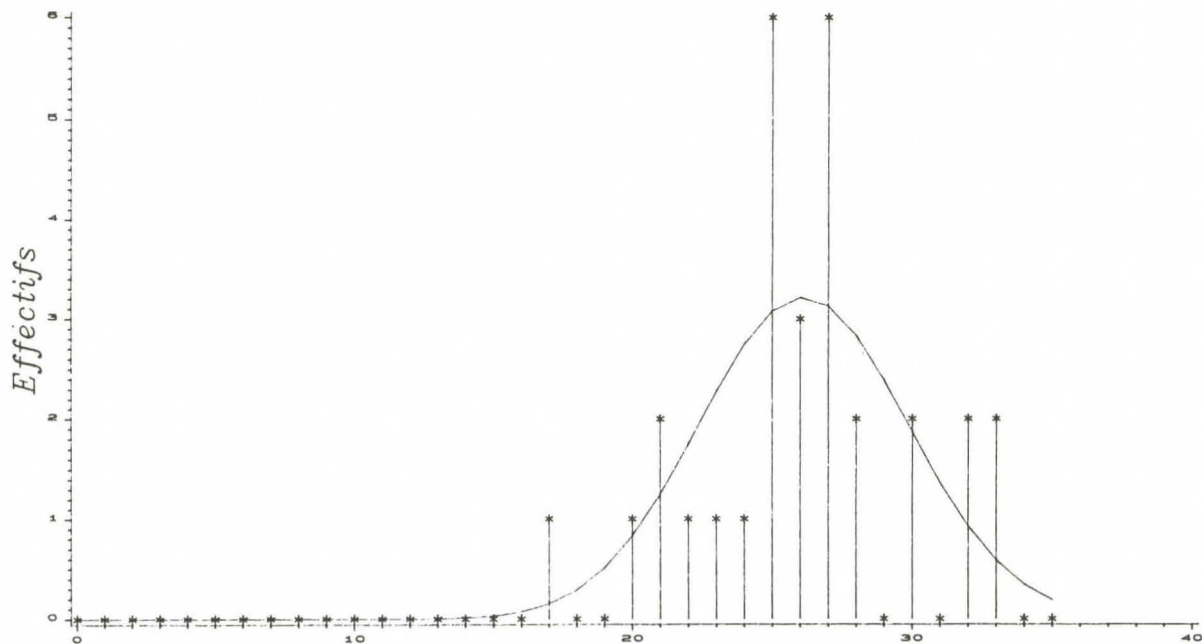
Nombre d'entre-noeuds par u.c.

* = observe

- = ajuste (Loi Binomiale $n=37$ $b=0.71$)

RRIM 600 – Axes 1

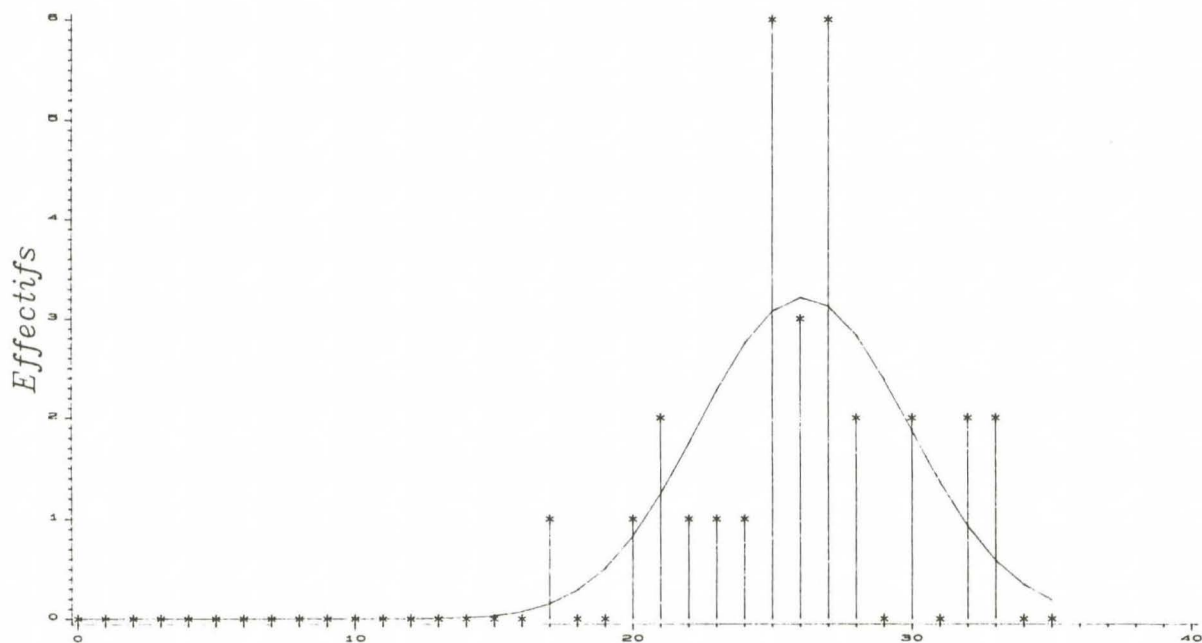
9eme unite de croissance



* = observe
 - = ajuste (Loi de Poisson $\lambda=26.13$)

RRIM 600 – Axes 1

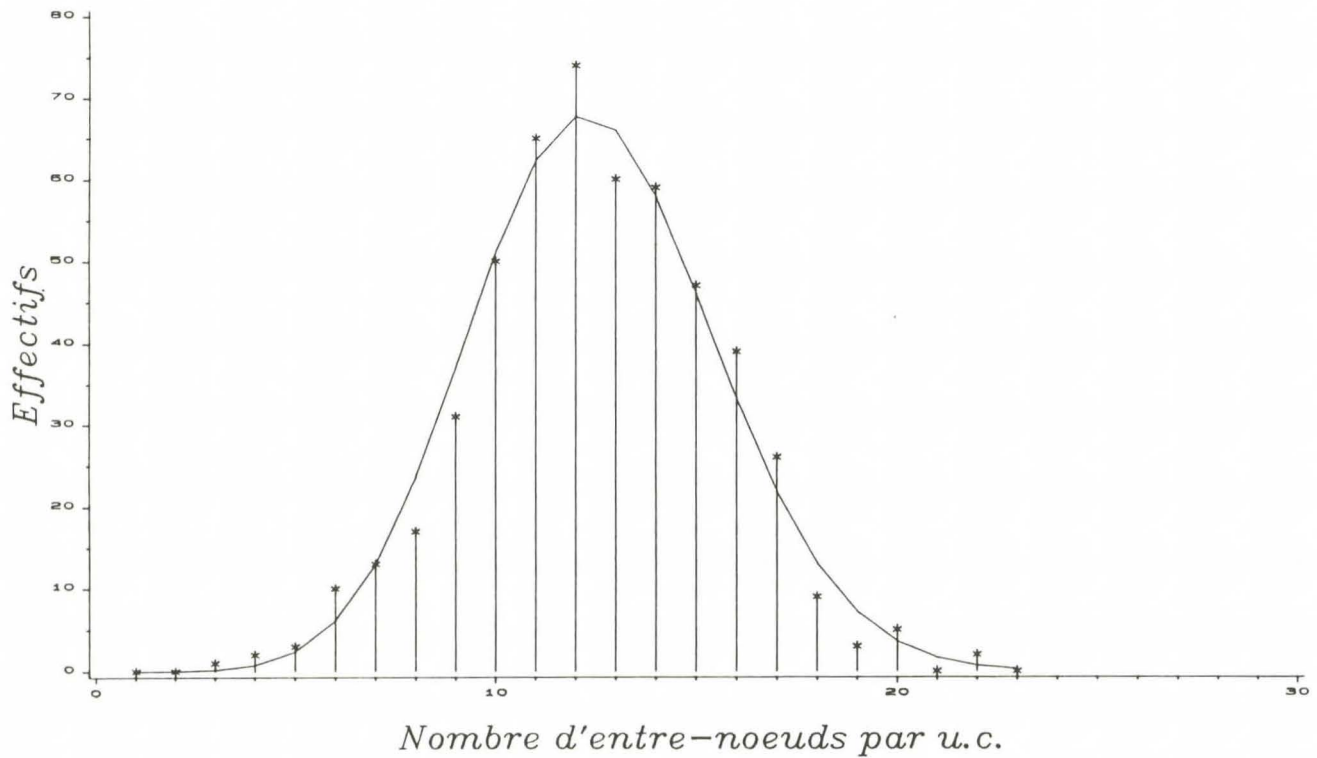
9eme unite de croissance



* = observe
 - = ajuste (Loi Binomiale $n=55$ $b=0.48$)

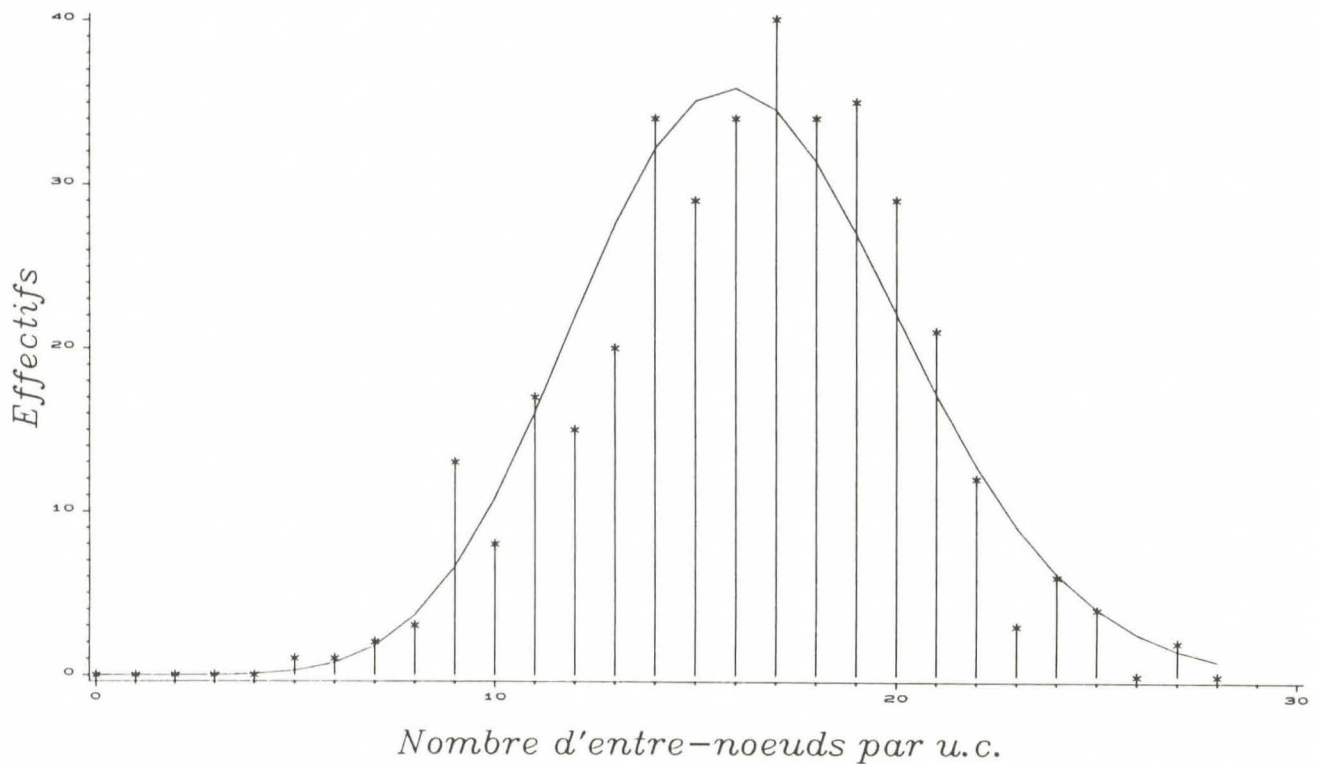
ANNEXE 2

PB 235 – Axes 2 1ere unite de croissance



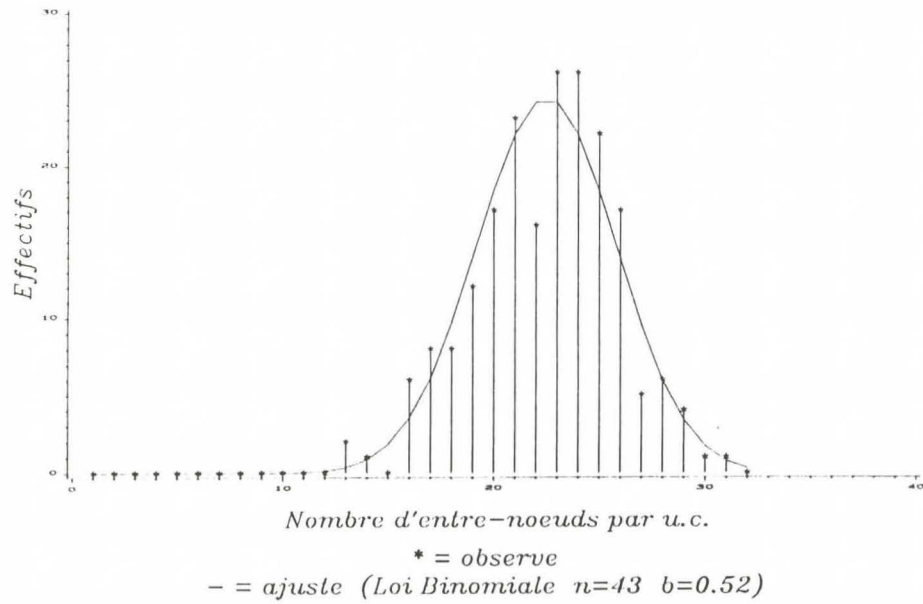
* = observe
- = ajuste (Loi Binomiale $n=46$ $b=0.27$)

PB 235 – Axes 2 2eme unite de croissance

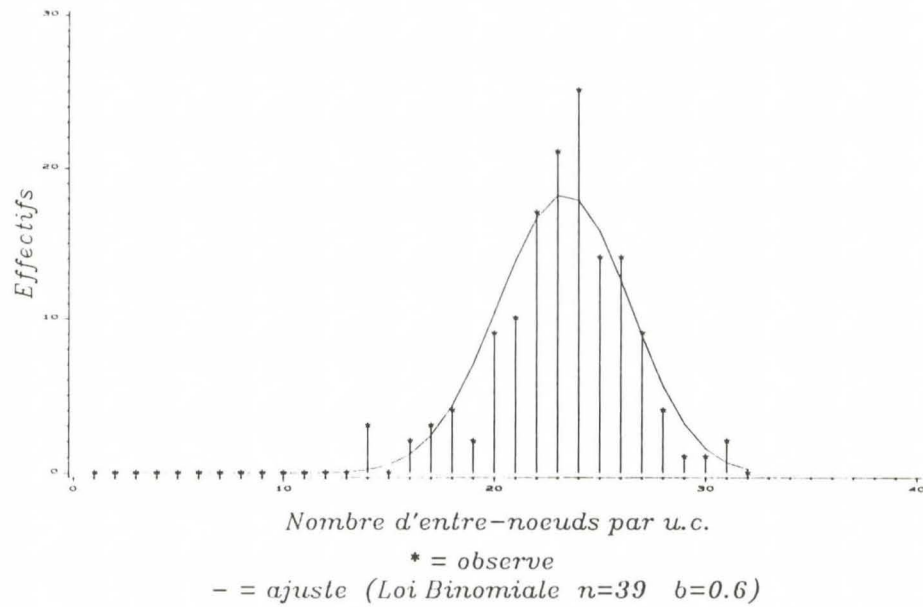


* = observe
- = ajuste (Loi de Poisson $l=16.36$)

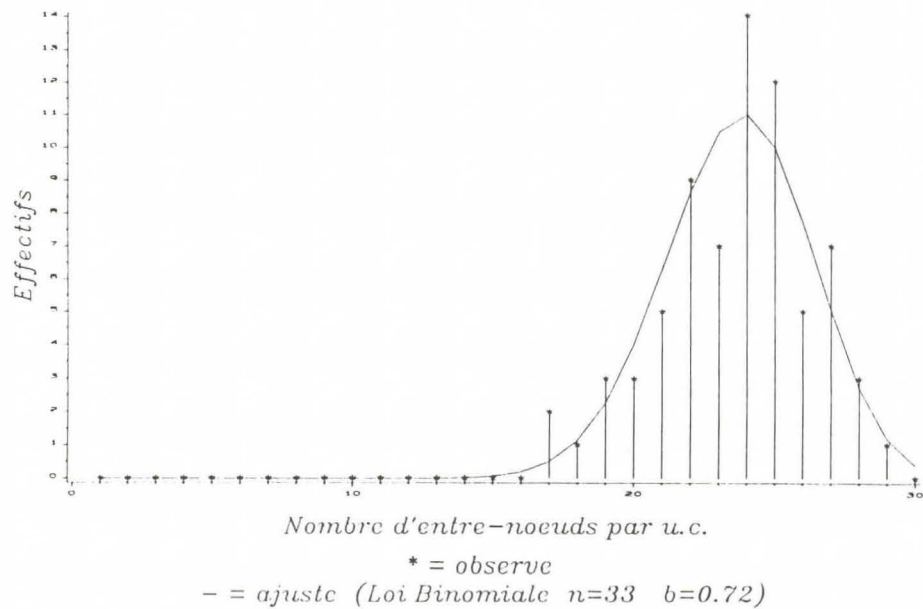
PB 235 - Axes 2
 6eme unite de croissance



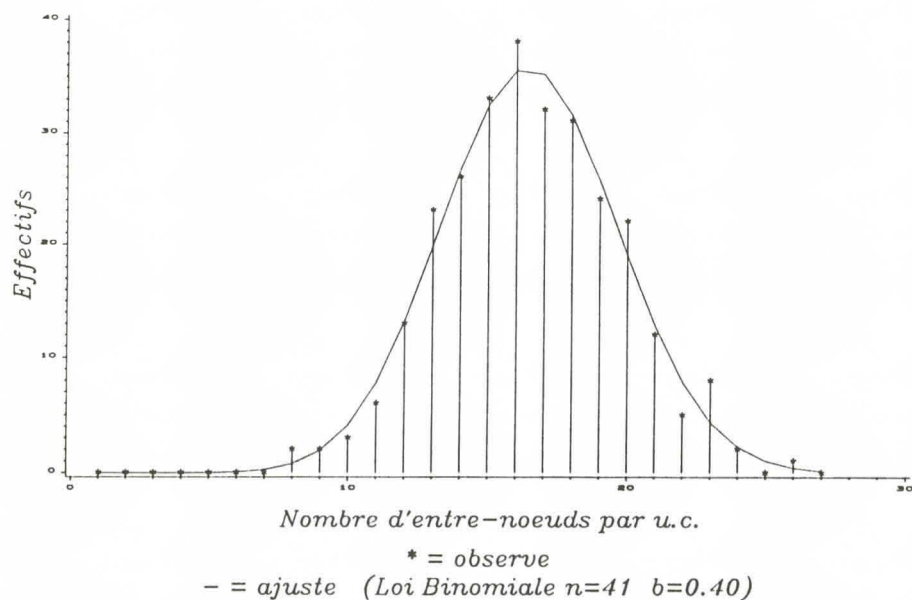
PB 235 - Axes 2
 5eme unite de croissance



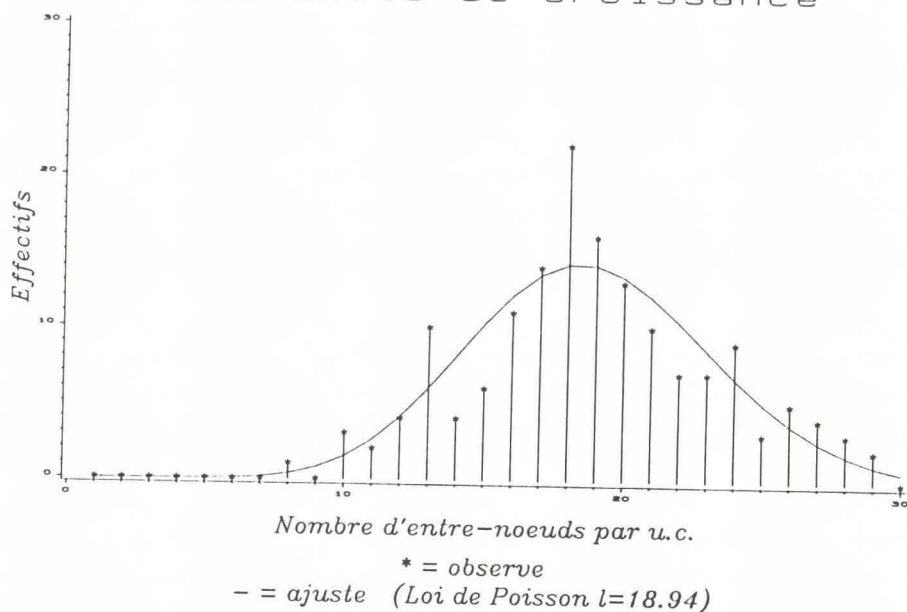
PB 235 - Axes 2
 6eme unite de croissance



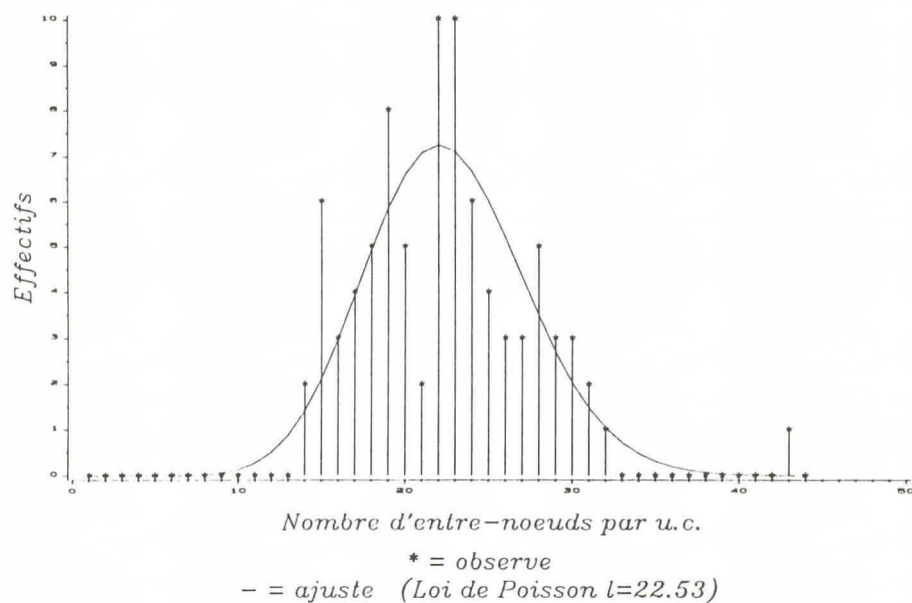
GT 1 - Axes 2
1ere unite de croissance



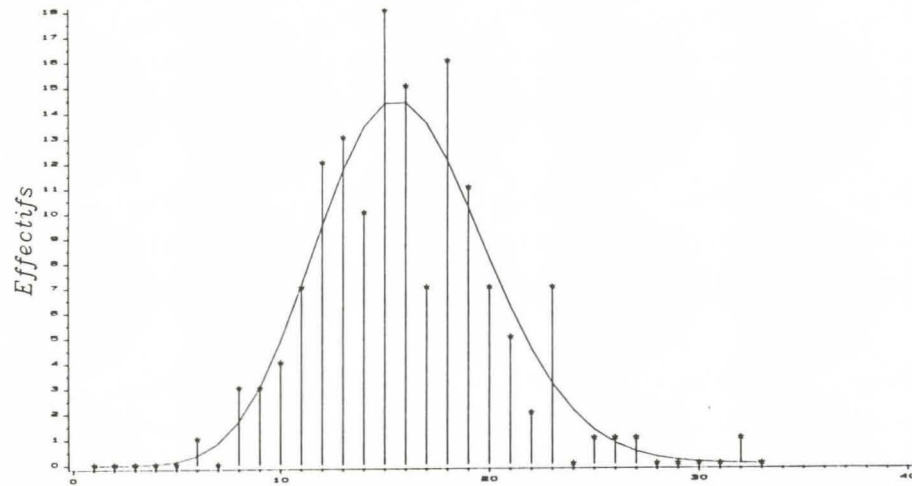
GT 1 - Axes 2
2eme unite de croissance



GT 1 - Axes 2
3eme unite de croissance

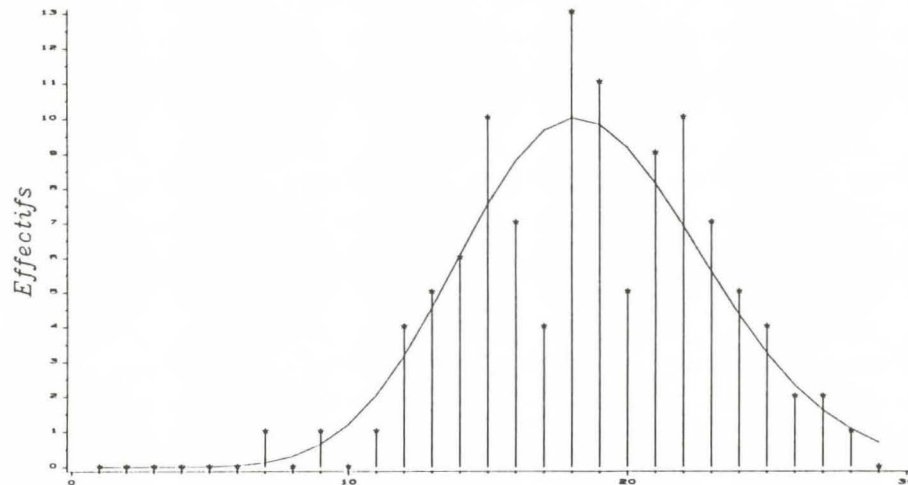


RRIM 600 - Axes 2
1ere unite de croissance



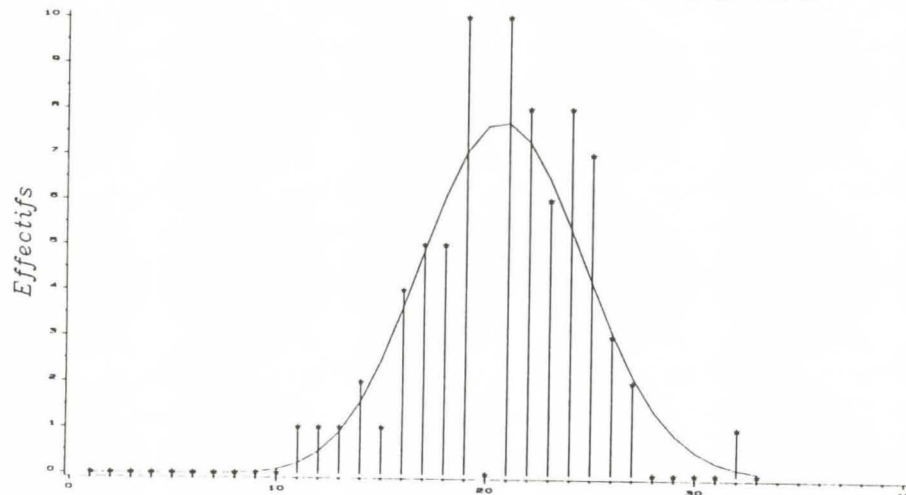
* = observe
- = ajuste (Loi de Poisson $l=16.03$)

RRIM 600 - Axes 2
2eme unite de croissance



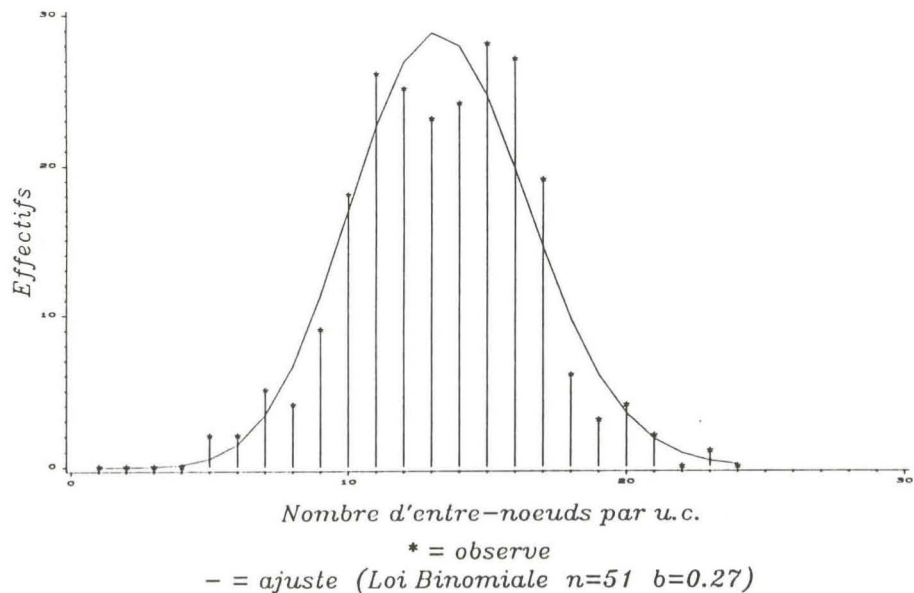
* = observe
- = ajuste (Loi de Poisson $l=18.65$)

RRIM 600 - Axes 2
3eme unite de croissance

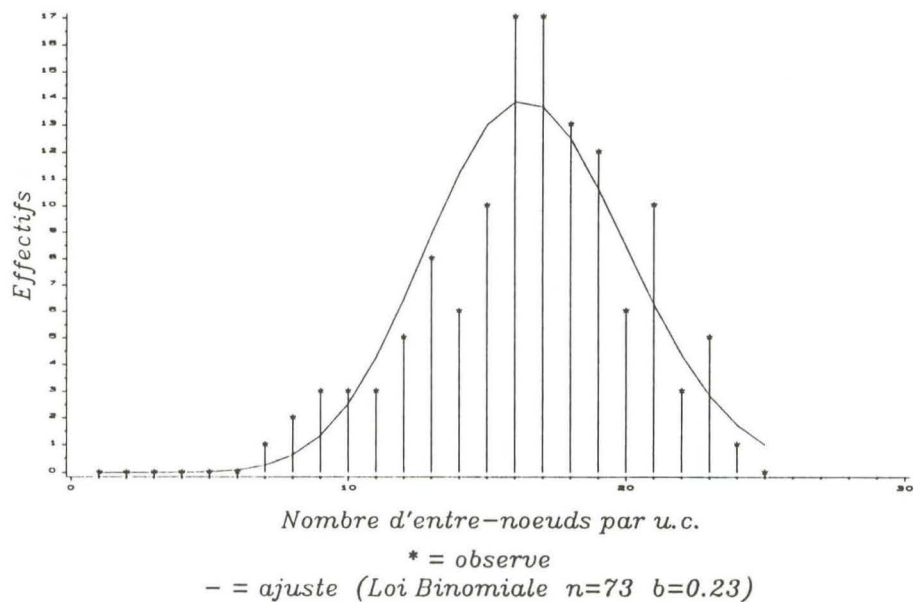


* = observe
- = ajuste (Loi Binomiale $n=72$ $b=0.29$)

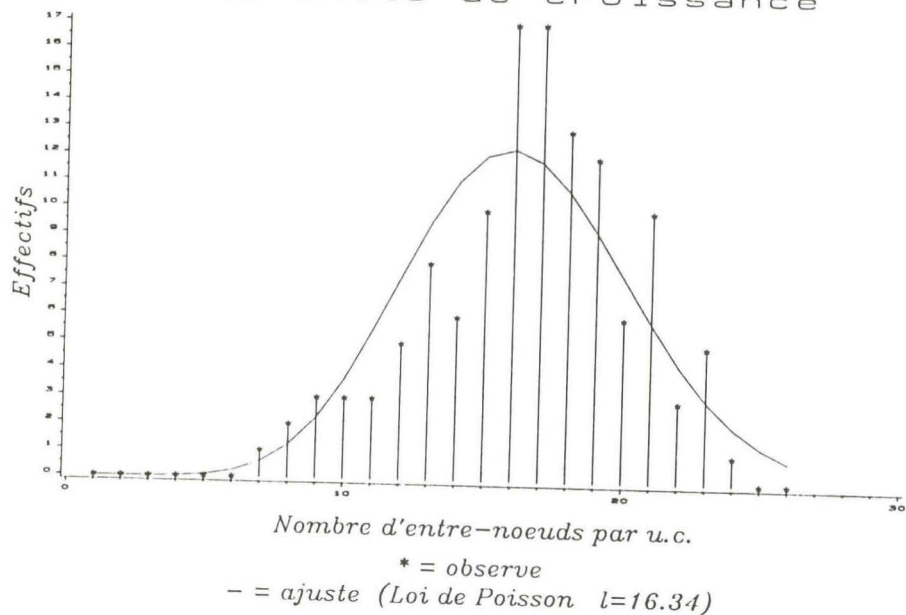
PB 235 – Axes 3
1ere unite de croissance



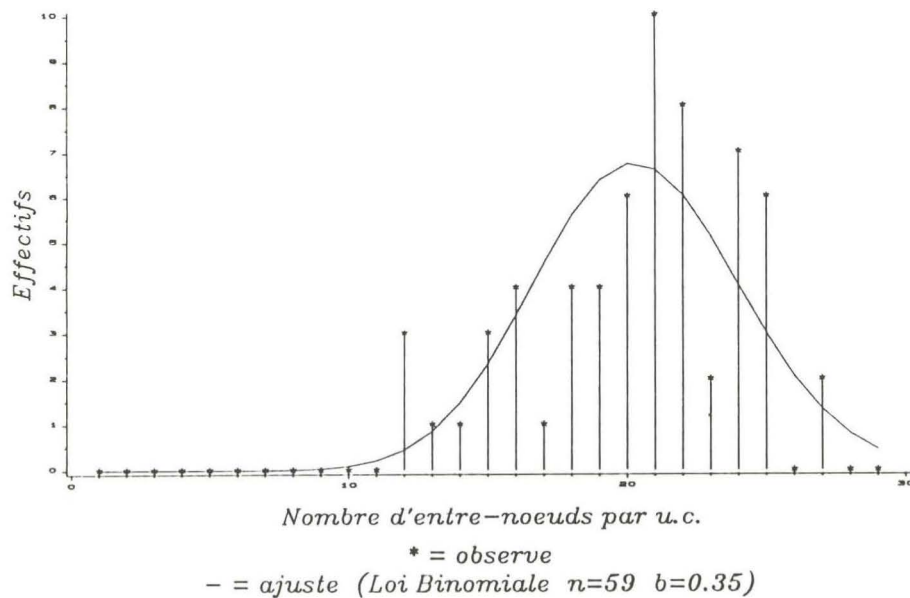
PB 235 – Axes 3
2eme unite de croissance



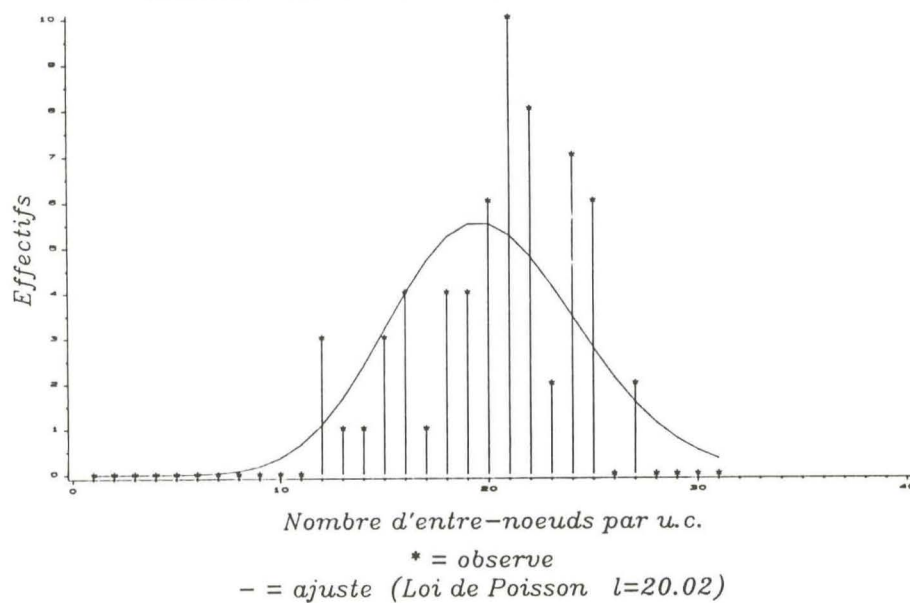
PB 235 – Axes 3
2eme unite de croissance



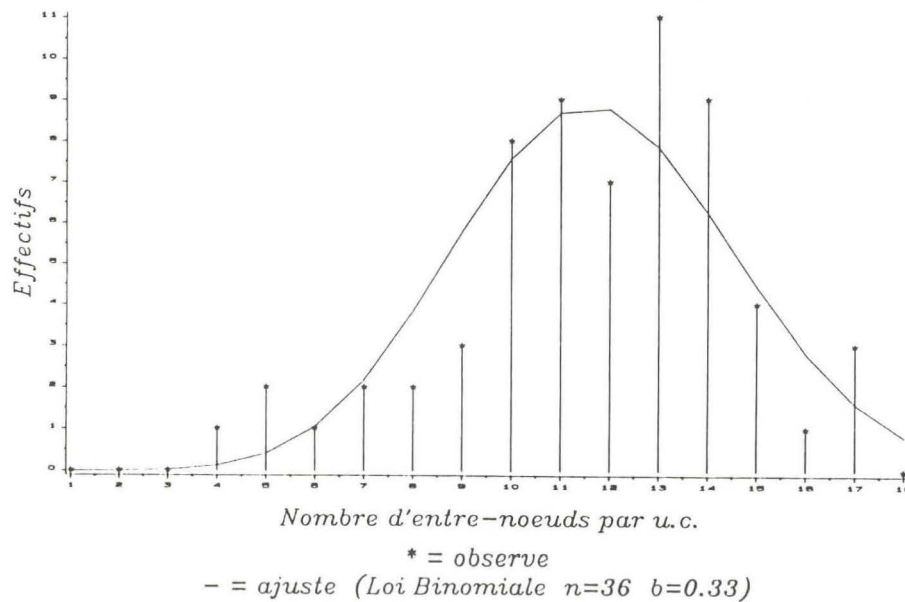
PB 235 – Axes 3
3eme unite de croissance



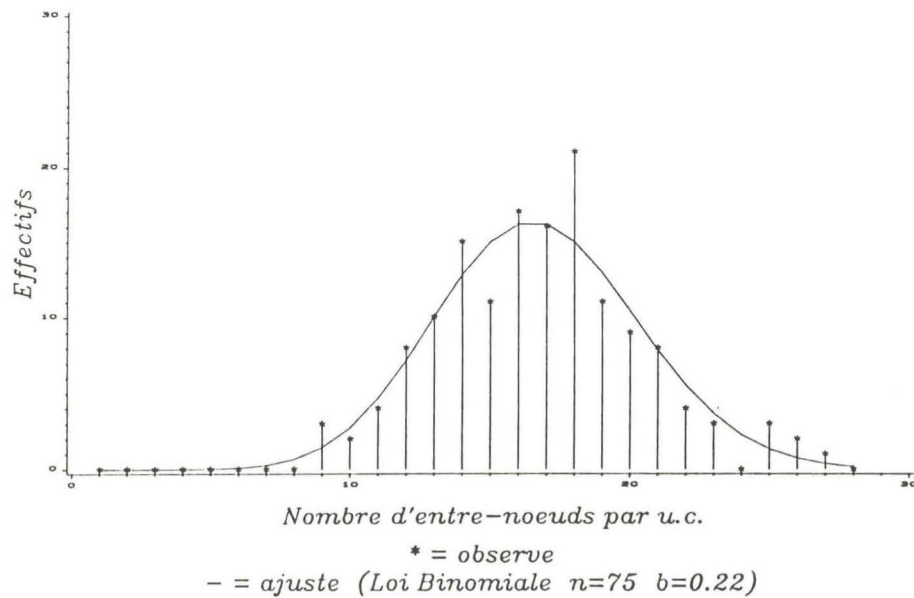
PB 235 – Axes 3
3eme unite de croissance



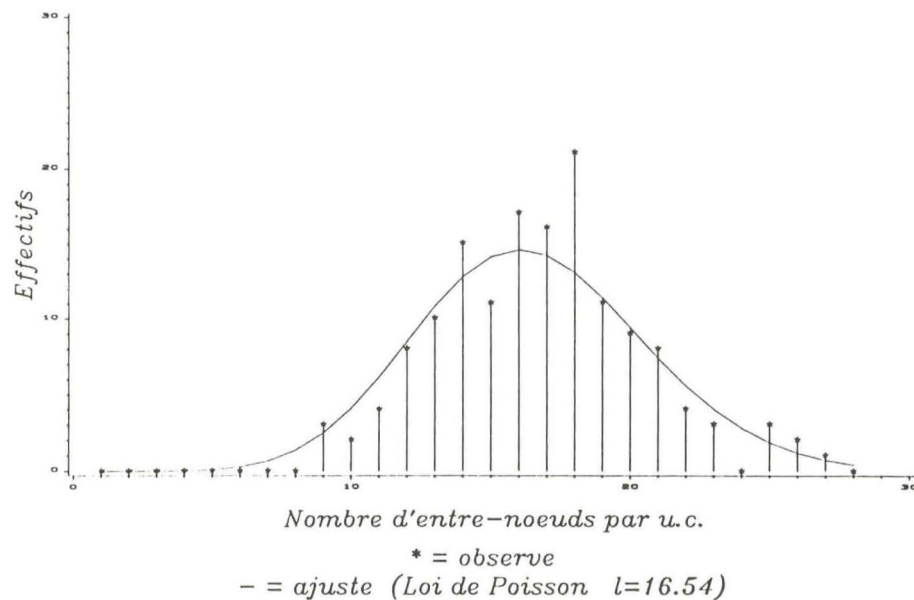
PB 235 – Axes 4
1ere unite de croissance



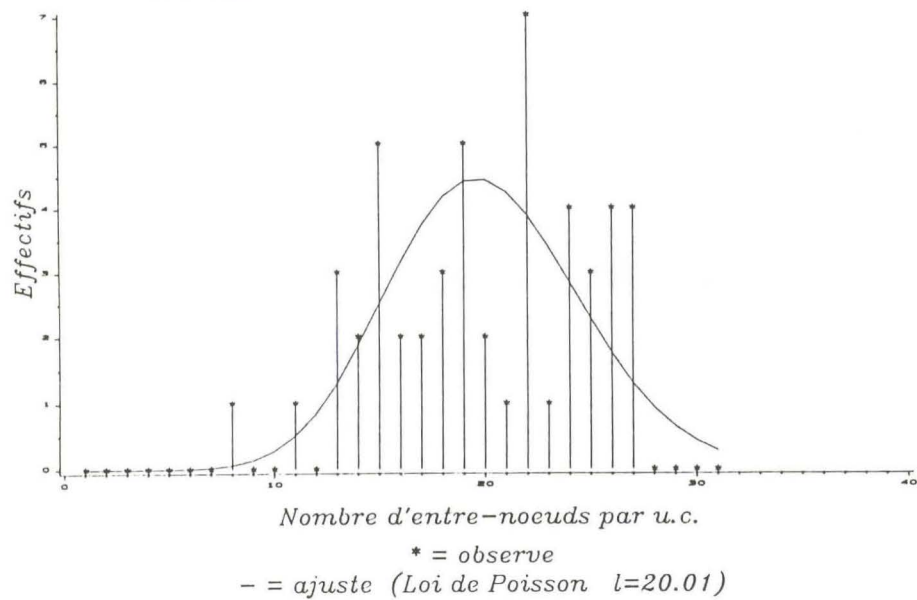
GT 1 - Axes 3
1ere unite de croissance



GT 1 - Axes 3
1ere unite de croissance

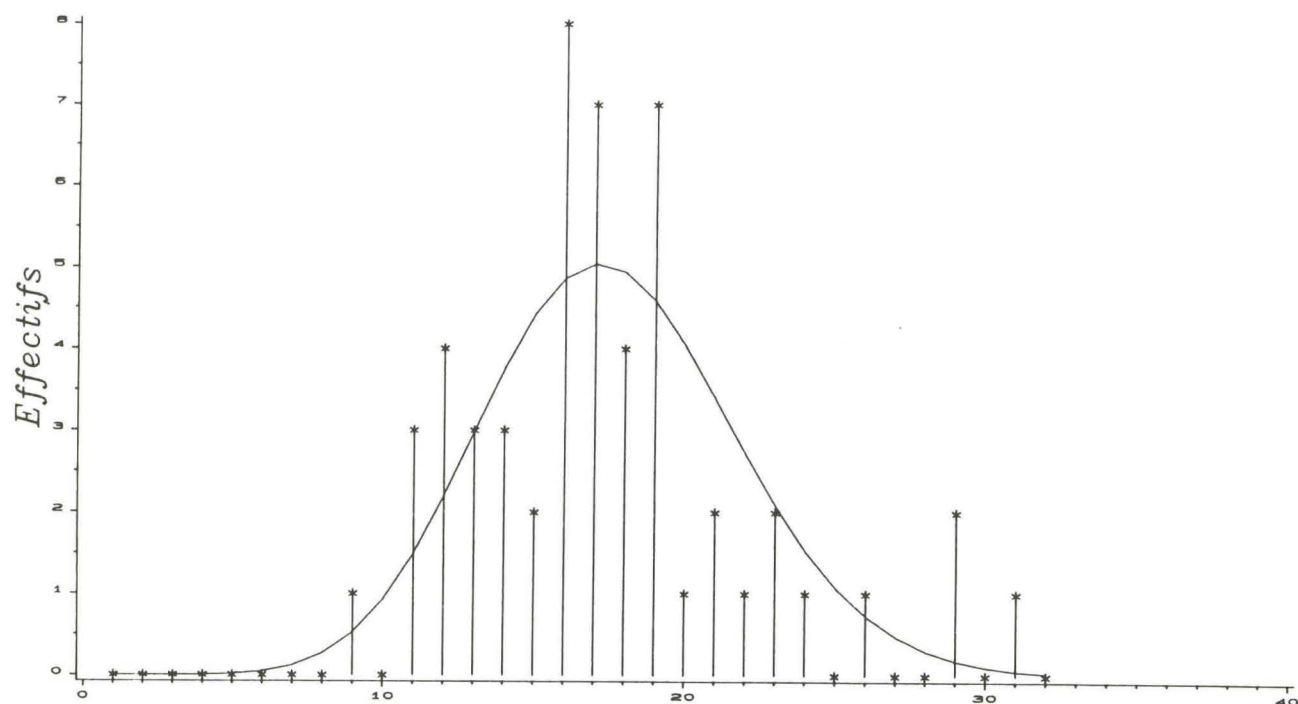


GT 1 - Axes 3
2eme unite de croissance



RRIM 600 – Axes 3

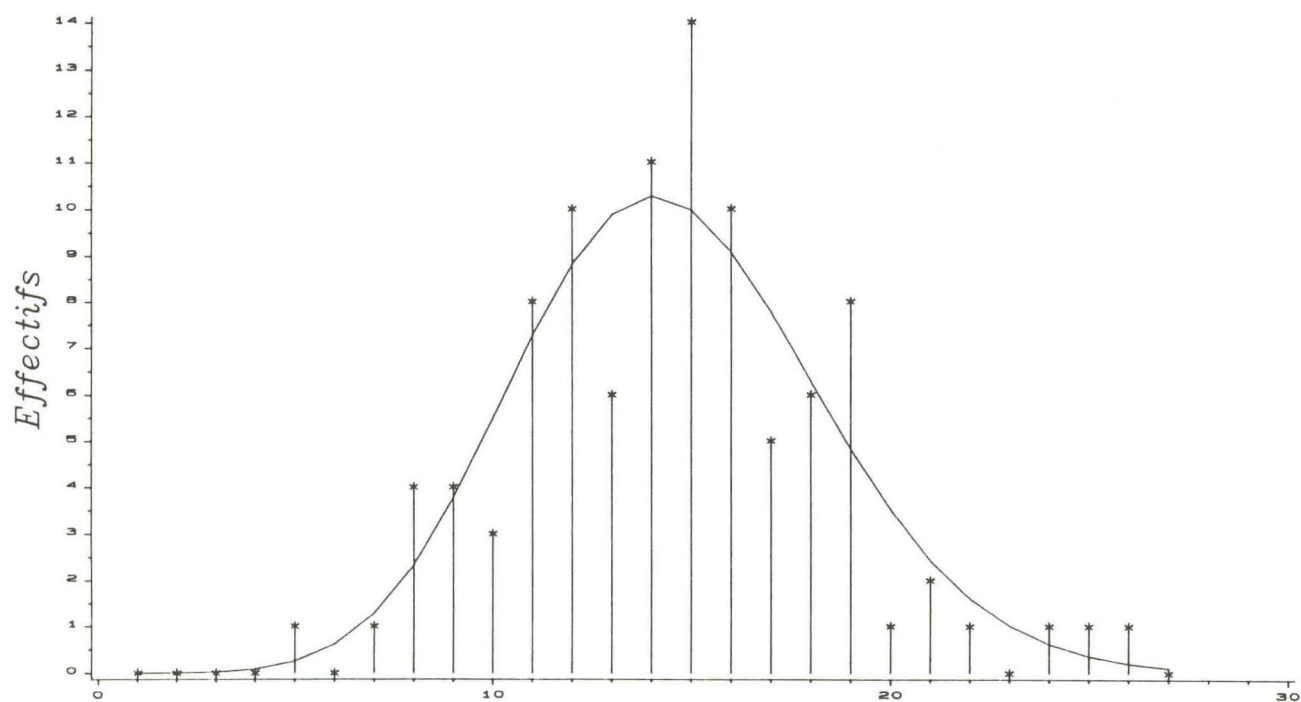
2eme unite de croissance



* = observe
 - = ajuste (Loi de Poisson $\lambda=17.63$)

RRIM 600 – Axes 3

1ere unite de croissance



* = observe
 - = ajuste (Loi de Poisson $\lambda=14.56$)

